

SÉRIE A, N° 337

N° D'ORDRE :

361

THÈSES

PRÉSENTÉES

À LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ

PAR

A. CHWEITZER

1^{re} Thèse : Recherches sur les diverses modalités de l'excitation électrique des nerfs par variation brusque. (Essai d'unification).

2^{me} Thèse : Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 1937, devant la Commission d'examen

8 FEV 1937

Président : MM. L. LAPICQUE,

Examineurs : { M. H. LAUGIER.
M. ROBERT-LÉVY.

LONS-LE-SAUNIER

IMPRIMERIE ET LITHOGRAPHIE MAURICE DECLUME

1937

SÉRIE A, N° 337

N° D'ORDRE :

361

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ

PAR

A. CHWEITZER

1^{re} Thèse : Recherches sur les diverses modalités de l'excitation électrique des nerfs par variation brusque. (Essai d'unification).

2^{me} Thèse : Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 1937, devant la Commission d'examen

8 FEB 1937

Président : MM. L. LAPICQUE,

Examineurs : { M. H. LAUGIER.
M. ROBERT-LÉVY.

LONS-LE-SAUNIER

IMPRIMERIE ET LITHOGRAPHIE MAURICE DECLUME

1937

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire..... M. MOLLIARD.

Doyen..... C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du Globe.

<i>Professeurs honoraires.</i>	H. LEBESGUE.	GUILLET.	JANET.
	A. FERNBACH.	PÉCHARD.	LESPIEAU.
	A. LEDUC.	FREUNDLER.	MARCHIS.
	ÉMILE PICARD.	AUGER.	VESSIOT.
	RÉMY PERRIER.	BLAISE.	P. PORTIER
	LÉON BRILLOUIN.	DANGEARD.	

PROFESSEURS

G. BERTRAND.....	T Chimie biologique.	L. JOLEAUD	Paléontologie.
M. CAULLERY.....	T Zoologie (Evolution des êtres organisés).	ROBERT LÉVY.....	Zoologie.
G. URBAIN	T Chimie générale.	F. PICARD	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
Emile BOREL.....	T Calcul des probabilités et Physique mathém.	Henri VILLAT.....	T Mécanique des fluides et applications.
Jean PERRIN.....	T Chimie physique.	Ch. JACOB.....	T Géologie.
H. ABRAHAM.....	T Physique.	P. PASCAL.....	T Chimie minérale.
E. CARTAN	T Géométrie supérieure.	M. FRÉCHET.....	T Calcul différentiel et Calcul intégral.
M. MOLLIARD.....	T Physiologie végétale.	E. ESCLANGON.....	T Astronomie.
L. LAPICQUE.....	T Physiologie générale.	M ^{me} RAMART-LUCAS.	T Chimie organique.
A. COTTON.....	T Recherches Physiques.	H. BÉGHIN	T Mécanique physique et expérimentale.
J. DRACH.....	T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	FOCH	Mécanique expérimentale des fluides.
Charles FABRY.....	T Enseignement de Physique.	PAUTHENIER.....	Physique (P.C.B.).
Charles PÉREZ....	T Zoologie.	DE BROGLIE.....	T Théories physiques.
Léon BERTRAND....	T Géologie structurale et géologie appliquée.	CHRÉTIEN.....	Optique appliquée.
E. RABAUD	T Biologie expérimentale	P. JOB	Chimie générale.
M. GUICHARD	Chimie minérale.	LABROUSTE.....	Physique du Globe.
Paul MONTEL.....	T Théorie des fonctions et Théorie des transformations.	PRENANT.....	Zoologie.
P. WINTREBERT...	T Anatomie et histologie comparées.	VILLEY.....	Mécanique physique et expérimentale.
L. BLARINGHEM ..	T Botanique.	BOHN	Zoologie (P.C.B.).
O. DUBOSCQ.....	T Biologie maritime.	COMBES.....	Botanique.
G. JULIA.....	T Mécanique analytique et Mécanique céleste.	GARNIER.....	T Mathématiques générales.
C. MAUGUIN.....	T Minéralogie.	PÉRÈS	Mécanique théorique des fluides.
A. MICHEL-LÉVY ..	Pétrographie.	HACKSPILL.....	Chimie (P.C.B.).
H. BÉNARD.....	T Mécanique expérimentale des fluides.	LAUGIER.....	Physiologie générale.
A. DENJOY.....	T Application de l'analyse à la Géométrie.	TOUSSAINT.....	Technique Aéronautique.
L. LUTAUD.....	T Géographie physique et géologie dynamique.	M. CURIE.....	Physique (P.C.B.).
Eugène BLOCH....	T Physique théorique et physique céleste.	G. RIBAUD	T Hautes températures.
G. BRUHAT.....	Physique.	CHAZY.....	T Mécanique rationnelle.
E. DARMOIS.....	Enseignement de Physique.	GAULT.....	Chimie (P.C.B.).
A. DEBIERNE.....	T Physique Générale et Radioactivité.	CROZE.....	Recherches Physiques.
A. DUFOUR.....	T Physique (P.C.B.).	DUPONT.....	T Théories chimiques.
L. DUNOYER.....	Optique appliquée.	LANQUINE.....	Géologie.
A. GUILLIERMOND.	T Botanique.	VALIRON.....	Mathématiques générales.
M. JAVILLIER.....	Chimie biologique.	BARRABÉ.....	Géologie structurale et géologie appliquée.
		MILLOT.....	Zoologie (P. C. B.).
		F. PERRIN.....	Théories physiques.
		VAVON.....	Chimie organique.
		G. DARMOIS.....	Calcul des probabilités et Physique mathém.

Secrétaire..... A. PACAUD

Secrétaire honoraire..... D. TOMBECK



AVANT-PROPOS.

Ce travail a été entièrement exécuté au laboratoire de Physiologie des Sensations du Collège de France. Je tiens à dire ce que je dois à mon maître M. le Professeur Henri PIÉRON pour m'y avoir accueilli. Non seulement sa généreuse contribution a permis la réalisation de toutes mes recherches, mais encore il n'a jamais cessé de m'encourager et de me témoigner sa bienveillante attention. Je le prie de trouver ici l'expression de ma profonde gratitude.

Je me permets également d'exprimer ici ma profonde reconnaissance et mon respect à Madame Henri PIÉRON qui ne m'a jamais ménagé ses conseils et ses encouragements.

Les travaux de H. CARDOT, H. LAUGIER et R. DÉRIAUD sur les lois polaires et l'excitation d'ouverture ont été le point de départ de la présente étude. Au cours de mes recherches je me suis constamment reporté à ces publications. A maintes reprises j'ai fait appel aux conseils de mon maître M. le Professeur Henri LAUGIER, qui n'a jamais refusé de me guider. Je n'oublierai jamais, au surplus, que, de même que mon maître Henri PIÉRON, il s'est toujours montré soucieux de me donner la possibilité matérielle de me consacrer à mes études. Qu'il me soit permis de lui exprimer ici ma vive reconnaissance.

Sans avoir jamais été l'élève direct de M. le Professeur L. LAPICQUE, j'ai eu l'honneur de profiter de son enseignement. Je lui adresse mes sincères remerciements pour l'intérêt bienveillant qu'il a bien voulu me témoigner.

Je remercie également Monsieur A. FESSARD qui m'a initié à la technique électrophysiologique et qui n'a cessé de s'intéresser à mes recherches et de me prodiguer ses conseils éclairés.

Une grande partie de ce travail a été réalisée en collaboration avec mon ami Daniel AUGER. Je garderai toujours le plus agréable souvenir de cette collaboration que je souhaite voir se prolonger.

I.

INTRODUCTION.

Les lois polaires d'excitation de Pflüger conduisent à une représentation d'après laquelle entre la stimulation par établissement (fermeture) et par annulation (ouverture) de courant, existe toute une série d'intermédiaires (« courant chevauchant »). Conditions pour l'étude systématique de toutes les stimulations par variations brusques d'intensité. « Courbe des seuils ».

Les stimuli électriques et les modes de stimulation.

L'étude des effets de la stimulation électrique a acquis en physiologie une importance de tout premier ordre, ceci pour plusieurs raisons.

Le stimulus électrique peut-être facilement dosé ; il est d'un emploi commode et facile, ce qui n'est pas généralement le cas des autres stimuli. D'autre part, on adopte de plus en plus l'idée que l'influx nerveux est lui-même un phénomène électrique (1), le passage de l'influx d'un neurone à un autre pourrait être une stimulation du second neurone par le courant d'action du premier. Dans ce cas la stimulation électrique serait celle qui se rapproche le plus des excitants adéquats des nerfs.

Nous ne connaissons pas le mécanisme intime des processus qui correspondent au phénomène d'excitation dans le nerf.

Divers modèles physico-chimiques ou purement mathémati-

(1) V. L. LAPICQUE, 1930, p. 163.

ques ont été proposés pour représenter les lois de l'excitation nerveuse (1).

Cependant, sans connaître exactement les phénomènes qui ont lieu au sein de la matière vivante, il est possible de tirer des conséquences importantes de l'étude des relations qui existent entre les différents paramètres caractérisant les stimuli efficaces.

Les problèmes examinés dans ce travail se rapportent à un groupe de stimuli relativement limité : nous allons étudier les effets des brusque variations d'intensité de courant électrique établi dans le nerf. Nous commencerons par ordonner ces stimuli, en montrant que ceux qui peuvent paraître très différents (la stimulation par l'établissement (fermeture) du courant électrique d'une part, et par l'annulation (ouverture) d'autre part) font partie d'un ensemble cohérent caractérisant une préparation donnée.

*
**

Les manuels de physiologie nous apprennent que le courant électrique constant, lorsque son intensité est suffisante, peut produire une excitation au moment de son établissement, et* une autre excitation quand on l'annule.

Prenons le montage le plus simple au point de vue de sa réalisation pratique — une source de courant, une paire d'électrodes, un rhéostat et un interrupteur, le tout monté en série. Avec ce montage, nous pouvons faire varier l'intensité du courant de deux façons : ou bien établir le courant en fermant l'interrupteur — alors l'intensité passe brusquement de zéro à une certaine valeur, ou bien annuler le courant en ouvrant l'interrupteur — alors l'intensité du courant qui parcourait le nerf avant la stimulation passe rapidement de sa valeur initiale à la valeur zéro.

L'établissement (fermeture) et l'annulation (ouverture) du courant semblent être deux manipulations « opposées » ; on les conçoit souvent comme quelque chose de différent « qualitativement ». Cette opposition semble recevoir une confirmation dans le fait que les deux excitations apparaissent à des électrodes *instrumentales* différentes. E. PFLÜGER a montré que lorsqu'on établit le courant, l'excitation apparaît à l'élec-

(1) V. NERNST (1899, 1908), L. LAPICQUE (1907 et 1926), A. V. HILL (1910, 1935, 1936), M. OZORIO DE ALMEIDA (1927), H. et E. LASSALLE (1928), U. EBBECKE (1927), G. H. BISHOP (1928), P. LAZAREFF (1928), H. A. BLAIR (1932), Ph. FABRE (1933), R. BONNARDEL (1934), W. A. H. RUSHTON (1935).

trode qui devient cathode ; lorsqu'on annule le courant, l'excitation apparaît à l'électrode qui était l'anode avant cette annulation (1).

L'ouverture et la fermeture ne sont pas les seuls stimuli capables de produire l'excitation. Une augmentation ou une diminution brusque d'intensité provoque aussi des réponses du tissu excitable ; ces modes de stimulation doivent être pris en considération au même titre que l'ouverture et la fermeture (v. L. LAPICQUE, 1926, p. 24). Cependant les excitations par accroissement et par réduction d'intensité ont été beaucoup moins employées par les physiologistes que la « fermeture » et l'« ouverture ». Ceci est, d'ailleurs, tout à fait naturel. En effet une notion fondamentale en physiologie est la notion de seuil ; or on peut mesurer pour une préparation donnée *un* seuil de fermeture et *un* seuil d'ouverture, mais comment peut-on parler d'*un* seuil d'excitation par augmentation ou par diminution d'intensité de courant ? Augmentation à partir de quelle intensité ? Diminution à partir de quelle intensité ?

Il n'y a aucune raison de prendre comme courant « polarisant » une intensité quelconque plutôt qu'une autre. Donc, il peut exister pour chaque préparation une infinité de seuils de l'excitation « par diminution » ou « par augmentation » d'intensité, sans qu'on puisse choisir une valeur caractéristique pour la préparation. Au contraire, il semble très simple de prendre le zéro (intensité nulle) pour « point de départ » de la stimulation pour toutes les préparations.

L'étude de la valeur des seuils de fermeture en fonction des différents facteurs s'est montrée très féconde : elle a été à la base de la plupart des recherches sur l'excitabilité nerveuse. Rappelons que la mesure de la chronaxie est fondée sur l'évaluation du seuil de fermeture.

*
**

Les résultats obtenus avec la stimulation d'ouverture sont généralement comparés à ceux qui sont obtenus avec la fermeture comme appartenant à deux catégories de phénomènes, qui, tout en étant distincts, peuvent avoir entre eux des relations quantitatives plus ou moins fixes pour des conditions

(1) CARDOT et LAUGIER par une série de recherches avec des méthodes précises ont confirmée la validité des lois de PFLÜGER, souvent contestées. On trouve dans les travaux de ces auteurs l'historique de la question et les indications bibliographiques qui s'y rapportent.

données. Ainsi la « loi des contractions » de PFLÜGER et de HEIDENHAIN consiste en une comparaison des effets de l'ouverture et de la fermeture de courants ayant différentes intensités, et différentes directions.

Dans nombre de travaux on compare l'effet de tel ou tel facteur sur les seuils de fermeture et d'ouverture.

Le rôle du facteur temps étant particulièrement important en électrophysiologie, on a essayé de l'étudier aussi pour l'excitation d'ouverture.

Entre la chronaxie de LAPICQUE — constante de temps de fermeture (v. LAPICQUE, 1905 et 1926) et les diverses constantes caractérisant l'excitation d'ouverture (v. les travaux de CARDOT et LAUGIER (1912 a) (1913), LAUGIER (1921), LAUGIER et DÉRIAUD (1924) et (1927), DÉRIAUD (1929), existent des relations numériques approximativement fixes.

**

On a plusieurs fois essayé de représenter l'excitation de fermeture et d'ouverture par un mécanisme commun. Rappelons les théories de A. V. HILL (1910 et 1936), P. LAZAREFF (1928), H. A. BLAIR (1932), Ph. FABRE (1933), A. M. MONNIER (1934). On a essayé aussi d'interpréter l'excitation d'ouverture par les effets « secondaires » du courant électrique.

MATTEUCCI (1867) a montré qu'après un passage de courant dans un tissu vivant, ce tissu devient la source d'un « effet électromoteur secondaire » — d'un courant de dépolarisation. Ce phénomène a été étudié avec des méthodes précises par M. CREMER (1908) et récemment par A. STROHL et DUBOST (1935). On a pensé (P. GRUTZNER (1883) et TIGERSTEDT (1882)) expliquer l'excitation d'ouverture par l'établissement de ce courant de dépolarisation — ainsi l'excitation d'ouverture serait ramenée à un cas particulier de l'excitation de fermeture. Cette théorie a été combattue par HERMANN (1883).

**

Mais l'unité des excitations de fermeture et d'ouverture peut être postulée indépendamment de toute théorie ou hypothèse physico-chimique d'excitation. D'après les lois polaires de PFLÜGER l'excitation de fermeture apparaît à la cathode (électrode qui « devient négative » au moment de la stimu-

lation) ; l'excitation d'ouverture apparaît à l'anode ou, ce qui est plus correct de dire — à l'électrode qui a cessé d'être anode au moment de la stimulation — à l'électrode qui est aussi « négativée ». Si le phénomène d'excitation dépend d'une modification de polarisation, cette modification de polarisation doit se faire dans le même sens aussi bien pour la fermeture que pour l'ouverture, comme plusieurs auteurs l'ont vu et dit explicitement. Ainsi L. HERMANN dit :

« Wenn wir bedenken, dann jeder auf den Nerven wirkende Strom augenblicklich an der Anode positive, an der Cathode negative Polarisation setzt, so können wir unter Einführung algebraischer Bezeichnungsweise, und indem wir dem undurchströmten Nerven die Polarisation Null zuschreiben, den Pflüger'schen Satz kurz so ausdrücken : eine gegebene Nervenstelle wird erregt wenn ihr Polarisationszustand (in algebraischen Sinne) abnimmt ».

L. HERMANN (1883, p. 99).

« ... Les excitations de fermeture et d'ouverture se produisant, la première à la cathode, la deuxième à l'anode, sont conditionnées par un phénomène physico-chimique qui est en essence le même, car les variations de concentration saline ou ionique qui naissent à la cathode à la fermeture et à l'anode à l'ouverture, sont les mêmes ;... ».

CARDOT et LAUGIER (1912, « Loi polaire normale et inversion », p. 932).

Même sans parler des phénomènes ayant lieu dans le tissu vivant, on peut dire que les stimuli eux-mêmes de fermeture et d'ouverture ne diffèrent que quantitativement et ne sont que deux cas particuliers du même schéma général.

M. GILDEMEISTER et O. WEISS (1909) considèrent le stimulus d'ouverture comme la superposition d'un courant polarisant constant et d'une fermeture de courant de sens inverse et de valeur égale au courant polarisant ; au moment de la « fermeture » du second courant, les deux courants ayant la même valeur et une direction opposée, il se produit l'annulation.

On peut dire que d'après M. GILDEMEISTER et O. WEISS l'ouverture ne différerait de la fermeture que par la présence d'un courant constant, d'une « polarisation » ayant une certaine valeur.

M. GILDEMEISTER et O. WEISS ne développent pas ce point

de vue ; cependant il peut être intéressant d'aller dans le même sens plus loin que ne l'ont fait ces auteurs.

La « négativation » de l'électrode excitatrice à partir d'un courant polarisant peut exciter non seulement lorsqu'elle annule juste ce courant polarisant initial, mais aussi lorsqu'elle le *surcompense*, lorsqu'au moment de la stimulation il se produit non seulement la diminution d'intensité, ou l'annulation, mais l'établissement d'un courant d'intensité plus ou moins grande, *et de sens inverse à celui qui parcourrait la préparation avant la stimulation* — ce qui correspond à une « négativation » plus intense que dans les cas d'ouverture. Nous allons montrer que ce mode de stimulation est le « terme intermédiaire » entre les stimulations d'ouverture et de fermeture (1) (v. fig. 2). Du point de vue théorique tous les *stimuli* électriques qui consistent en une variation brusque d'intensité de courant forment un ensemble, dont l'ouverture et la fermeture ne sont que deux cas particuliers (A. CHWEITZER et D. AUGER 1933 et 1934 b). Le présent travail contient les résultats des recherches qui ont été faites en partant de ce point de vue.

Examen de l'ensemble des stimulations électriques efficaces.

Entre l'excitation par l'établissement (« fermeture ») et par l'annulation (« ouverture ») du courant existe toute une série d'intermédiaires. La « courbe des seuils » représentant la série des seuils d'excitations. Quelques considérations sur le « courant chevauchant ».

CONDITIONS POUR L'ÉTUDE SYSTÉMATIQUE DE L'ENSEMBLE DES STIMULI EFFICACES.

Nous pourrions étudier d'une façon systématique les stimuli électriques par brusque variation de courant, en prenant en considération que :

1) Un stimulus qui consiste en une variation brusque de l'intensité de courant, les intensités du courant avant et après cette variation restant constantes pendant un temps pratiquement infini, est entièrement déterminé par *deux valeurs*, telles que par exemple l'intensité avant et après la stimulation. Il est évident que deux valeurs sont nécessaires et suffisantes

(1) v. A. CHWEITZER et D. AUGER (1933).

pour décrire le stimulus (1). Nous définirons donc tous les stimuli par deux valeurs. Nous appellerons la première de ces valeurs « courant initial » ou « courant polarisant » — c'est l'intensité du courant qui parcourt la préparation avant la stimulation (ce courant est nul pour la fermeture) ; elle sera désignée par I_0 . La seconde valeur sera la variation d'intensité dans le circuit au moment de la stimulation. Nous désignerons cette valeur par ΔI . L'intensité du courant qui s'établit dans le circuit après la stimulation sera donc égale à $I_0 + \Delta I$.

2) Nous voulons étudier les phénomènes physiques qui peuvent produire l'excitation du tissu ; or, nous savons que le courant électrique, lorsqu'on l'établit, par exemple, peut donner lieu à la naissance de l'influx ou, au contraire, avoir un effet inhibiteur à une électrode instrumentale donnée, suivant qu'il a l'un ou l'autre sens par rapport à cette électrode (ainsi c'est à la cathode que l'excitation apparaît à la fermeture d'après les lois classiques de PFLÜGER).

Si nous voulons trouver ce que les phénomènes physiques excitants ont de commun, il faut donc considérer la série des stimuli qui donnent l'excitation à la même électrode instrumentale (2), et par conséquent définir le sens du courant par rapport à cette électrode.

La fig. 1 représente une préparation neuro-musculaire avec les deux électrodes posées sur le nerf ; supposons que nous voulions examiner les stimuli qui donnent naissance à l'excitation à l'électrode A. Nous affecterons par exemple du signe + le courant de sens tel que l'électrode que nous avons choisie comme électrode excitatrice soit négative (voir fig. 1) (3).

3) Nous admettrons les lois polaires de PFLÜGER. En employant le langage classique, nous admettrons que l'excita-

(1) Ceci, bien entendu, pour la même préparation, avec les mêmes électrodes, situées aux mêmes points de la préparation, etc. Nous comparons des stimuli différents comme on compare, par exemple, deux stimuli d'intensités différentes et de même durée dans les mêmes expériences, sur la même préparation.

(2) Ainsi dans presque toutes nos expériences, nous avons étudié les excitations qui devaient avoir lieu d'après les lois de PFLÜGER à l'électrode qui se trouve plus près du muscle (électrode myoproximale).

(3) Nous avons adopté cette convention de signe afin de pouvoir représenter graphiquement la stimulation par établissement de courant par une montée vers le haut, comme ceci se fait généralement.

La « négativation » de l'électrode excitatrice, correspondra donc, avec nos conventions de signe, à l'accroissement (dans le sens algébrique) de l'intensité du courant, et sera représentée par un « palier » dirigé vers le haut (fig. 2).

tion apparaît à la cathode à la fermeture et à l'anode à l'ouverture. Ceci a été établi par toute une série de recherches et en particulier par celles de H. CARDOT et H. LAUGIER, faites avec des méthodes très précises.

Lorsqu'il s'agit d'accroissement d'intensité, l'excitation doit apparaître à la cathode. Quand l'intensité diminue brusquement, l'excitation apparaît à l'anode.

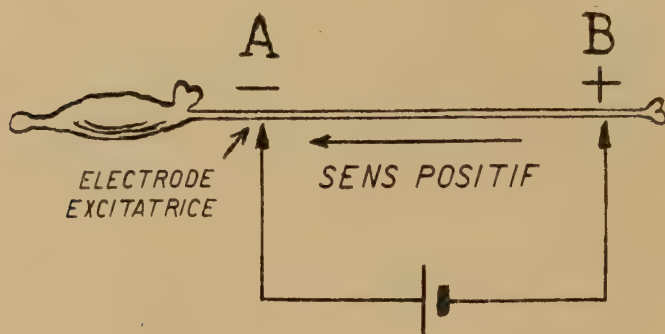


FIGURE 1.

Convention de signe. — On étudie les phénomènes qui produisent l'excitation dans une région de la préparation, par exemple ici à l'électrode A. On affectera du signe + l'intensité du courant de sens déterminé par rapport à cette électrode. Nous convenons de considérer comme positif le sens pour lequel l'électrode A est la cathode.

Dans tous ces cas, il s'agit de « négativation » de l'électrode excitatrice. Nous admettons que dans les cas où il y a excitation par inversion de sens de courant — l'excitation a lieu également à l'électrode « négativée » — celle où il y a à la fois disparition de l'« anélectrotonus » et apparition du « catélectrotonus ».

4) Nous examinerons au même titre tous les stimuli qui sont caractérisés par le passage brusque de l'intensité de courant électrique d'une valeur à une autre, et qui se montrent efficaces, nous ne prendrons pas en considération le fait que certains de ces stimuli ont été plus employés dans la physiologie classique que les autres, ou que leur réalisation est plus ou moins simple du point de vue de la technique instrumentale.

LES STIMULI ÉLECTRIQUES. STIMULATIONS « INTERMÉDIAIRES » ENTRE L'OUVERTURE ET LA FERMETURE.

Quels sont les phénomènes physiques qui peuvent donner naissance à l'excitation à l'électrode A ? (v. fig. 1). Si nous admettons les lois polaires de PFLÜGER, nous serons amenés aux notations suivantes :

Excitation de fermeture. C'est l'établissement même du courant qui constitue la stimulation. Le courant qui parcourt la préparation avant la stimulation est nul. La variation excitatrice ΔI est égale à l'intensité du courant qui s'établit. En plus, pour que l'excitation se fasse à l'électrode A il faut opérer de façon à ce que cette électrode soit la cathode, ce qui correspond à ΔI positif avec notre convention de signe. Nous avons donc $I_0 = 0$; ΔI positif.

Excitation d'ouverture (excitation par annulation de courant). Dans le cas d'excitation d'ouverture, la préparation est parcourue par un courant avant la stimulation. Pour que l'excitation se fasse à l'électrode A il faut qu'A soit anode avant la stimulation et cesse de l'être au moment de l'excitation. Nous devons donc avoir I_0 négatif et ΔI tel que le courant initial I_0 s'annule au moment de l'excitation ; on doit donc avoir $I_0 + \Delta I = 0$ et $\Delta I = -I_0$; ΔI et I_0 sont égaux en valeur absolue et de signe contraire. I_0 est négatif avec nos conventions de signe, ΔI est positif.

Excitation en échelon (1). La stimulation en échelon étudiée par O. NASSE (1870), GRÜTZNER (1882), A. STROHL (1922), H. SCHRIEVER (1932) et R. BONNARDEL (1934) est une stimulation par accroissement brusque d'intensité du courant. I_0 et ΔI seront donc du même signe. Ils seront positifs tous les deux avec la convention de signe adoptée.

Excitation par courant chevauchant. Nous avons montré avec D. AUGER (1933) qu'entre les seuils d'excitation par établissement et par rupture du courant il existe tous les intermédiaires constitués par des excitations par « courant chevauchant », excitations qui sont caractérisées par le changement de sens du courant, ce changement provoquant l'excitation. Dans ce cas I_0 et ΔI sont de signe différent et en plus $|\Delta I| > |I_0|$.

(1) Nous employons la terminologie de STROHL de préférence à celle de O. NASSE et P. GRÜTZNER qui appellent les ondes en échelon « variations positives » de même nous disons « ouvertures incomplètes » (L. HERMANN) au lieu de « variations négatives ».

Ouverture incomplète. L'excitation peut se produire également si l'intensité du courant décroît brusquement, mais ne s'annule pas (v. O. NASSE (1870), L. LAPICQUE (1926), p. 24). Dans ce cas, comme pour l'ouverture du courant I_0 et ΔI sont de signe contraire mais on a $|I_0| > |\Delta I|$.

Résumons les caractères des différents stimuli pouvant donner l'excitation à l'électrode que nous avons choisie comme électrode excitatrice.

1) Ouverture incomplète (diminution d'intensité).	$ I_0 > \Delta I $	$\left\{ \begin{array}{l} \Delta I \text{ positif} \\ I_0 \text{ négatif } \Delta I \text{ positif} \\ \Delta I \text{ positif} \end{array} \right.$
2) Ouverture (annulation de courant).	$ I_0 = \Delta I $	
3) « Courant chevauchant ».	$ I_0 < \Delta I $	
4) Fermeture (établissement de courant).		$I_0 \text{ nul } \Delta I \text{ positif}$
5) « Excitation en échelon » (accroissement d'intensité).		$I_0 \text{ positif } \Delta I \text{ positif}$

Le tableau ci-dessus comprend tous les modes possibles d'excitation (1) conformes aux lois polaires de PFLÜGER (ΔI positif).

Il est évident qu'on ne peut imaginer un stimulus (1) qui ne rentre pas soit dans l'une soit dans l'autre des 5 catégories donnée plus haut ; ceci rend possible l'étude systématique et complète de toute la série des stimuli efficaces (1).

Si les excitations pouvaient être produites également par « positivation » (ΔI négatif) le nombre de ces « catégories » serait deux fois plus grand.

Toutes les excitations par variation d'intensité se ramènent, si les lois de PFLÜGER sont vraies, au même schéma : la variation de courant excitatrice a toujours le même sens : elle consiste en une « négativation » de l'électrode excitatrice, ce qui correspond à un ΔI positif avec notre convention de signe. Le courant I_0 peut être quelconque ; c'est le signe de ce courant d'une part, et le rapport de la valeur absolue de l'intensité de ce courant à la valeur de la variation excitatrice ΔI d'autre part qui détermine le « nom » qui est donné à la stimulation d'après la terminologie classique.

Pour montrer d'une façon concrète comment se présente l'ensemble des stimuli liminaires correspondant aux excitations par variation brusque de l'intensité du courant, nous

(1) Il s'agit comme partout dans notre travail d'excitation par variation brusque de courant, le temps de passage de I_0 et de $I_0 + \Delta I$ étant très grand.

donnons sur la fig. 2 les résultats d'une expérience faite sur un sciatique gastronémien de *Rana*.

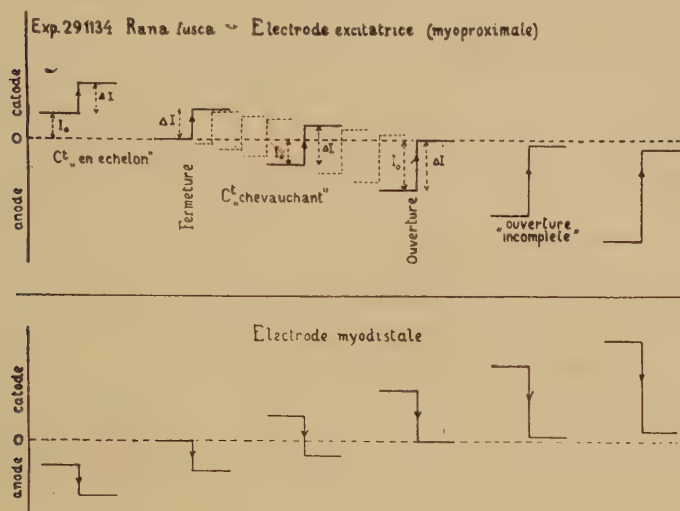


FIGURE 2.

Résultats d'une expérience sur *Rana fusca*. Les différents stimuli liminaires électriques forment une série continue. Entre le seuil de fermeture (variation d'intensité allant, à l'électrode excitatrice, de zéro à un certain « catélectrotonus ») et le seuil d'ouverture (un « anélectrotonus » qui s'annule) existe une série d'intermédiaires (« courants chevauchants ») — excitations avec changement d'intensité et de sens de courant (A. CHWEITZER et D. AUGER, 1933). En haut — électrode excitatrice (myo-proximale) ; en bas — électrode myo-distale.

La ligne en pointillé horizontale correspond au zéro. En haut de la ligne du zéro se placent les courants de direction telle que l'électrode considérée (myoproximale) est négative : cette région porte l'inscription cathode ; en bas de la ligne horizontale sont portés les courants de sens contraire, la distance entre le trait horizontal et la ligne du zéro étant proportionnelle à l'intensité du courant.

Quand l'intensité du courant change brusquement, il se produit un nouveau palier — les différentes marches représentant les divers seuils d'excitation obtenus sur la préparation ; les traits verticaux qui mesurent la hauteur de ces marches sont proportionnels à la variation excitatrice d'intensité ΔI ; avant que cette variation ait lieu, la préparation est parcourue par un courant initial d'intensité I_0 . On voit que la variation excitatrice se fait toujours dans le même sens

— le palier se déplace toujours vers le haut (vers la région cathode) aussi bien pour l'ouverture que pour la fermeture, ce qui correspond à la « négativation » de l'électrode excitatrice, qui a lieu dans les deux cas.

On voit que, d'après le schéma, l'excitation de fermeture correspond au catélectrotonus apparaissant, le courant initial étant nul, tandis que pour l'excitation d'ouverture, conformément aux données classiques, l'électrode excitatrice est l'anode avant l'excitation, le courant initial a la valeur du seuil d'ouverture et s'annule au moment de l'excitation (anélectrotonus disparaissant). Entre les seuils d'ouverture et de fermeture, nous avons toute une série d'excitations liminaires intermédiaires ; celle qui est représentée en traits pleins résulte d'une mesure directe ; les autres représentent une interpolation graphique. Ce sont les excitations par courant chevauchant — au moment de la stimulation le courant change de sens et d'intensité. On voit tout de suite la possibilité d'un passage continu entre la fermeture et l'ouverture — passage constitué par des excitations en « courant chevauchant ». Il est évident aussi, qu'un passage continu doit exister entre les excitations « en échelon » et l'excitation de fermeture (le courant I_0 pouvant être aussi voisin du zéro que l'on voudra) ainsi qu'entre le seuil d'ouverture et les seuils d'ouverture incomplète. Tous les modes d'excitations forment une série continue, et ne diffèrent que quantitativement.

LE SCHEMA DE LA « COURBE DES SEUILS ». PASSAGE CONTINU
ENTRE LE SEUIL DE FERMETURE ET LE SEUIL D'OUVERTURE.

En faisant varier d'une façon systématique I_0 de zéro (stimulation de fermeture) jusqu'à la valeur qui correspond au seuil d'ouverture, et en cherchant pour chacune des valeurs de I_0 une valeur de ΔI juste suffisante pour provoquer la réponse du tissu, nous aurons toute la série des seuils entre le seuil de fermeture et le seuil d'ouverture. Or, nous savons que la valeur des seuils n'est pas la même pour les différents modes d'excitation — le seuil d'ouverture est généralement plus grand que le seuil de fermeture. Il doit donc exister une relation entre I_0 et ΔI qu'il faut préciser. L'étude de cette relation fait partie du présent travail ; pour rendre plus claire la suite de l'exposé, nous décrirons brièvement l'aspect de la

La fig. 3 représente le schéma d'une « courbe des seuils » (traits pleins) $\Delta I = f(I_0)$. Nous avons tâché de représenter la forme générale de cette courbe telle qu'elle se dégage de nos recherches. Cependant, le dessin de la fig. 3 n'est qu'un schéma et ne peut prétendre à représenter le côté quantitatif du phénomène.

Nous montrerons comment les différents stimuli sont représentés par ce schéma.

Stimulation de fermeture. — C'est l'excitation caractérisée par un courant initial nul. Les stimuli d'intensités différentes sont représentés par des points ayant pour abscisses zéro, c'est-à-dire situés sur l'axe des ordonnées. Le stimulus juste suffisant pour donner une réponse perceptible du muscle (seuil de fermeture, Rhéobase) correspond au point où la courbe des seuils coupe l'axe des ordonnées.

Stimulation en échelon. — C'est une excitation par accroissement de l'intensité du courant ; la direction du courant reste la même ; l'électrode excitatrice est cathode *avant* l'excitation. Ces stimulations seront représentées sur nos figures par les points situés à droite de l'axe des ordonnées (v. fig. 3).

Stimulation d'ouverture. — Les stimulations d'ouverture sont caractérisées par le courant de direction telle que l'électrode excitatrice est anode avant la stimulation (d'après les lois de PFLÜGER). Elles auront pour abscisses les I_0 situés sur notre schéma à gauche de l'axe des ordonnées, chaque I_0 mesurant l'intensité du courant parcourant la préparation avant l'annulation, sa valeur correspondra à ce qu'on appelle l'intensité de stimulation d'ouverture. Pour annuler cette intensité la modification excitatrice doit avoir exactement la même valeur numérique (comme elle se fait toujours de façon à diminuer le potentiel, elle doit dans ce cas juste annuler le courant initial « anodique »). Donc, les points représentant les différents stimuli d'ouverture sont les points ayant les abscisses et les ordonnées égales en valeur absolue et de signe contraire. Le lieu géométrique de ces points est la bissectrice de l'angle des I_0 anodiques, que nous appellerons « bissectrice d'ouvertures » et que nous représentons sur nos figures en trait interrompu.

Ces stimuli sont inefficaces lorsqu'ils se trouvent au-dessous de notre courbe des seuils, d'après la méthode même

de la détermination de cette courbe. En effet, chaque point de notre courbe correspond au ΔI minimum donnant la réponse pour le courant initial correspondant. Tous les points qui sont situés au-dessous de ce minimum sont, par définition, des stimuli inefficaces. L'ouverture ayant l'intensité minimum capable de donner une réponse sera représentée par le point d'intersection de la bissectrice et de la courbe des seuils (v. fig. 3) (1).

Stimulation par courant chevauchant. — Dans ce cas l'électrode excitatrice est anode avant l'excitation, mais la modification excitatrice est plus grande en valeur absolue que ce courant initial, de sorte qu'il se produit non seulement l'annulation de ce courant mais l'établissement d'un courant de sens inverse. Les stimuli de ce genre sont représentés par les points situés au-dessus de la bissectrice des ouvertures.

Stimulation par « ouverture incomplète », (réduction d'intensité au moment de la stimulation). Ici la variation excitatrice est de sens contraire au courant initial, et de valeur absolue inférieure à ce dernier. Les stimuli correspondants sont représentés par les points situés entre la bissectrice d'ouverture et l'axe des abscisses.

Le dessin de la fig. 3 montre d'une façon tout à fait nette que s'il existe un passage continu entre le seuil de fermeture et le seuil d'ouverture, et si les lois polaires de PFLÜGER sont valables pour toutes les stimulations, les stimulations intermédiaires entre l'ouverture et la fermeture ne peuvent être que des stimulations par « courant chevauchant ». En effet entre un point quelconque situé sur l'axe des ordonnées, et un autre point situé sur la bissectrice des ouvertures, on ne peut tracer une courbe continue qu'en passant par la zone comprise entre ces deux droites. Si les lois de PFLÜGER sont valables, cette courbe doit toujours rester au-dessus de l'axe des abscisses. Dans ces conditions elle doit passer nécessairement par la région du « courant chevauchant ».

QUELQUES REMARQUES AU SUJET DU « COURANT CHEVAUCHANT ».

Le « courant chevauchant » n'a été utilisé comme stimulation, à notre connaissance, pour la première fois qu'en 1933

(1) v. A. CHWEITZER et D. AUGER (1934 b) et A. CHWEITZER (1935 a, p. 412-413, fig. 5).

par Daniel AUGER et nous ; cependant il est difficile de prétendre à la priorité absolue dans ce sens — il serait étonnant que jamais aucun auteur n'ait pensé à l'utiliser. L'étude des courants alternatifs peut mener à l'étude du courant chevauchant ; quoique les différences entre ces deux modes de stimulation soient très nombreuses. Il y a certains problèmes qui auraient dû amener à considérer des excitations par courant chevauchant ; cependant les auteurs ont dédaigné ce mode de stimulation (1). Le courant chevauchant *comme stimulation intermédiaire entre l'annulation et l'établissement du courant* n'a pas été examiné ; au moins cette conception, si elle a été émise quelque part, n'a pas laissé de traces en électrophysiologie. Ceci peut s'expliquer, parce que, si l'on admet le point de vue classique, et si l'on considère d'avance la fermeture et l'ouverture comme deux « modes d'excitation » différents, on a tendance à considérer le courant chevauchant comme quelque chose d'artificiel, comme un « mélange » en quelque sorte de ces deux stimulations.

Peut-on dire que le courant chevauchant est une « somme », une « superposition » d'ouverture et de fermeture ?

On pourrait penser que l'excitation par courant chevauchant

(1) Dans les anciens travaux de O. NASSE, de P. GRÜTZNER, de L. HERMANN, etc., nous avons des raisonnements qui *logiquement auraient dû* amener ces auteurs à l'examen des stimulations par « courant chevauchant ». Ainsi O. NASSE dit (1870, p. 476) :

↑ « Es ist im
Kathelectrotonus die Erregbarkeit erhöht
Ruhezustand die Erregbarkeit normal
↓ Anelectrotonus die Erregbarkeit herabgesetzt
und es kann Erregung des Nerven eintreten, wenn diese drei Zustände in der Richtung des beigedruckten Pfeiles ineinander übergehen, d. h. es findet Erregung des Nerven nur dann statt, wenn die Erregbarkeit an einer Stelle des Nerven wächst... ».

Le schéma représenté par O. Nasse doit comprendre comme cas particulier le courant chevauchant — puisque le passage de l'anélectrotonus au catélectrotonus se fait dans la direction de la flèche. Mais O. NASSE lui même ne l'a pas vu. Cet auteur a étudié les ouvertures incomplètes et les excitations par accroissement d'intensité, il a étudié les portions correspondantes de la courbe des seuils et ne dit pas un mot des excitations avec changement de sens du courant.

Les deux portions de la courbe des seuils sont ainsi étudiées séparément, et non reliées entre elles, O. Nasse n'a donné ni les courbes elles-mêmes, ni les chiffres correspondants, ce qui diminue la valeur de son travail, en général très intéressant.

P. GRÜTZNER (1883) considère l'excitation d'ouverture comme étant déterminée par la *fermeture* du courant de dépolarisation du tissu. Au moment de l'ouverture il y a annulation du courant « instrumental » et établissement d'un courant de sens inverse, fourni par le nerf lui même. GRÜTZNER représente ceci sur des figures, mais il ne considère comme stimulus que la fermeture du courant de dépolarisation, et n'essaye pas les stimulations avec changement de sens du courant. Cependant, c'est l'emploi de ce mode d'excitation qui, justement, aurait pu être intéressant pour la discussion de sa théorie.

correspond à l'annulation du courant I_0 (donc - « ouverture ») suivie immédiatement de l'établissement du courant $I_0 + \Delta I$ (qui agit comme fermeture).

Le premier phénomène provoque un effet physiologique analogue à celui qui est dû à l'excitation d'ouverture, le second entraîne un état du tissu qui caractérise l'excitation de fermeture. L'excitation qui apparaît est la résultante de ces deux actions, qui se manifestent, d'après les lois polaires de PFLÜGER, sur la même électrode.

Cette façon de raisonner est très séduisante — nous même avons, au début de nos recherches, employé un langage qui pouvait prêter à confusion dans ce sens. En particulier, nous avons employé le terme « addition » qui peut faire croire que le courant chevauchant est l'« addition » de deux phénomènes physiques différents, qui ont chacun un effet physiologique spécial.

En réalité ce point de vue peut soulever des objections très sérieuses. Si l'on veut donner un sens quelconque à la notion de stimulation d'ouverture, il faut supposer que lorsque cette stimulation a lieu, le courant électrique s'annule — son intensité devient égale à zéro à un moment donné. L'expérience nous apprend en plus que cette annulation, pour être efficace, doit durer un certain temps, tout comme pour la fermeture (1).

Lorsque nous pensons à la « partie ouverture » du courant chevauchant, nous faisons toujours l'hypothèse plus ou moins consciente, et parfaitement fausse, que la variation d'intensité « s'arrête à zéro », formant ainsi une « ouverture » et repart ensuite pour réaliser une fermeture.

En réalité, lorsqu'on produit une excitation par le « courant chevauchant », l'annulation du courant ne dure pas — on peut même dire qu'elle n'existe pas, le courant passant pratiquement instantanément d'une valeur différente de zéro à une autre valeur, également différente de zéro. L'ouverture comme « élément composant » du courant chevauchant est une pure abstraction. On peut parler de la « partie ouverture » qu'en donnant à cette expression un sens tout à fait conventionnel ; cette manière de parler a l'avantage de désigner d'une façon imagée le courant initial I_0 dans la stimulation par courant chevauchant, mais ne peut prétendre à une signification plus profonde.

(1) La question est étudiée d'une façon détaillée dans le travail de R. DÉRIAUD (1929).

On peut faire un raisonnement analogue pour la « partie fermeture » du courant chevauchant, car l'excitation de fermeture est un établissement de courant durable, qui est précédé par une absence de courant. Pour que l'excitation de fermeture se produise, l'absence de courant avant la fermeture doit durer un certain temps ; si on annule un courant et si on le rétablit ensuite, l'excitation *de fermeture* n'a lieu que lorsque l'ouverture qui la précède a été assez durable.

On peut naturellement imaginer que dans le tissu du nerf peuvent être créés deux phénomènes physico-chimiques différents, l'ouverture donnant lieu à l'un, la fermeture à l'autre et le courant chevauchant aux deux à la fois.

Cette hypothèse n'a rien d'in vraisemblable a priori, mais elle ne peut être déduite de l'examen des stimuli électriques.

Remarquons que l'on peut représenter le courant chevauchant aussi comme une *fermeture* de courant d'intensité ΔI superposé à un « courant polarisant » I_0 . Cette représentation par rapport à la précédente, a l'avantage de pouvoir représenter tous les modes d'excitation, aussi bien l'ouverture (GILDEMEISTER et O. WEISS, 1909) que le courant en échelon, et l'« ouverture incomplète ». W. EICHLER a publié en 1933 une étude très intéressante dans laquelle il étudie la dépendance entre le seuil d'excitation et l'« électrotonus porté sur les électrodes excitatrices » à températures basses. W. EICHLER superpose le courant « électrotonisant ascendant » au courant excitant, « ascendant » ou « descendant », puis le courant électrotonisant « descendant » aux courants excitants ascendant et descendant ; il réalise ainsi toutes les combinaisons possibles *de la stimulation de fermeture* avec l'électrotonus aux électrodes excitatrices. W. EICHLER n'a fait aucun rapprochement entre ces résultats et l'excitation d'ouverture ; mais si l'on examine les courbes qu'il a données, on voit que pour certaines valeurs du courant électrotonisant, le seuil de fermeture du courant de sens inverse est égal, en valeur absolue, au courant électrotonisant, de sorte que le phénomène physique qui entraîne l'excitation est simplement l'annulation du courant. Dans d'autres cas, le courant excitant est plus grand que le courant polarisant, et a une direction opposée ; le phénomène excitant est ici le « courant chevauchant ». On voit que la fermeture superposée à un électrotonus aux électrodes excitatrices peut

représenter tous les modes d'excitation. Ce mémoire parut quelques mois après la publication de la note dans laquelle nous avons exposé avec Daniel AUGER la possibilité du passage continu entre l'excitation d'ouverture et de fermeture (1933). Il aurait suffi de dessiner les courbes de W. EICHLER d'une façon un peu différente et de tracer la « bissectrice d'ouverture » pour avoir des « courbes de seuils » semblables à celles que nous étudions dans ce travail et en tirer toute une série de conclusions intéressantes sur l'excitation d'ouverture à des températures basses.

On peut aussi représenter tous les stimuli comme des excitations d'ouverture superposées à des courants polarisants. Les deux représentations sont également possibles, parce que la fermeture à la cathode et l'ouverture à l'anode sont des variations d'intensité dans le même sens et ne diffèrent que par le « point de départ » — le courant initial.

II.

Technique.

MONTAGE. — Pour produire une variation brusque de l'intensité du courant dans un circuit, on peut utiliser le montage dont le principe est représenté sur la fig. 4 A. On monte dans le circuit deux sources munies de réducteurs de potentiel de LAPICQUE. Les bornes de l'un de ces réducteurs sont courtcircuitées par la clef 1. Une forte résistance R est montée en série avec les deux réducteurs. Lorsqu'on ferme la clef 4, la préparation est parcourue par un courant qui est proportionnel au voltage sur les bornes du réducteur E_0 . Nous appelons ce courant I_0 . Si, maintenant, on ouvre la clef 1, on introduit dans le circuit une nouvelle force électromotrice, proportionnelle au voltage sur les bornes du réducteur ΔE , et une variation brusque d'intensité de courant a lieu. A ce moment, si la résistance R est grande par rapport aux résistances propres des réducteurs de potentiel, on peut considérer que l'intensité du courant parcourant la préparation est proportionnelle à la somme algébrique des voltages aux bornes des deux réducteurs.

Si les deux réducteurs sont montés en série, il se produit un accroissement d'intensité au moment de l'ouverture de la clef 1. S'ils sont montés en opposition, il se produit une diminution d'intensité, ou bien, si le voltage aux bornes de ΔE est supérieur en valeur absolue à celui de E_0 , il s'établit un courant de sens inverse au courant initial, et dont l'intensité est proportionnelle à $\Delta E - E_0$. C'est ce que nous avons convenu d'appeler la stimulation par courant chevauchant. Ce dernier cas est représenté schématiquement sur la fig. 4 A.

Pour pouvoir produire à volonté l'excitation par accroissement, diminution d'intensité de courant, ou par le « courant chevauchant », il faut donc pouvoir monter les sources tantôt en série, tantôt en opposition. Ceci est rendu possible par l'inverseur a (fig. 4 schémas C et B). Remarquons que cet inverseur est monté sur le réducteur E_0 , et non sur le réducteur ΔE . Si l'on fait une série de mesures, en donnant à E_0 des valeurs et des directions différentes à l'aide de l'inverseur a , l'excitation devra toujours se

produire à la même électrode, car la *variation d'intensité* aura le même sens par rapport aux électrodes, qu'on fasse du courant chevauchant, en échelon, excitation de fermeture ou autre. Si l'on inverse l'inverseur *b*, la variation d'intensité au moment de l'ouverture de la clef 1 aura l'autre sens, et nous aurons l'excitation sur l'autre électrode, indépendamment de la position de l'inverseur *a*. Aux deux positions différentes de l'inverseur *b* correspond donc l'excitation à deux électrodes instrumentales différentes, tandis qu'aux deux positions de l'inverseur *a* correspondent deux « genres de stimulation » différents.

Cette disposition des inverseurs est pratiquement très commode, c'est pourquoi nous l'avons préférée à celle utilisée par W. EICHLER (1933) dans un montage analogue au nôtre.

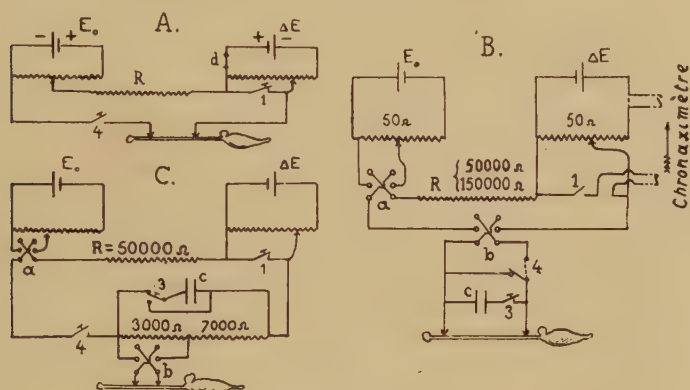


FIGURE 4.

Montage pour l'étude des stimulations électriques par variations d'intensité (v. texte).

Les figures C. et B. représentent deux variantes du même montage, que nous avons utilisées. Le montage C a été utilisé jusqu'au mois d'avril 1934, et le montage B à partir de cette date, jusqu'à aujourd'hui.

La résistance *R* avait suivant les expériences la valeur de 50.000 ou de 150.000 ohms, dans quelques expériences nous lui avons donné la valeur de 20.000 ohms. La résistance de chacun des réducteurs de potentiel est d'environ 50 ohms. Le condensateur *C* permet d'établir le courant *I*₀ d'une façon progressive, afin d'éviter l'excitation au moment de la fermeture de ce courant. La manipulation se fait de la façon suivante : les clefs 1 et 3 étant fermées et la clef 4 ouverte, on fixe sur les réducteurs de potentiel le voltage voulu, on met les inverseurs *a* et *b* dans les positions désirées, et l'on appuie sur la clef 4. Il s'établit (progressivement, grâce au condensateur) un courant d'intensité *I*₀. On

ouvre alors la clef 3 et ensuite la clef 1, ce qui produit une variation brusque d'intensité.

Entre l'établissement de l'intensité I_0 , et la production de la variation d'intensité ΔI il s'écoule environ 3-4 secondes.

Dans le schéma B, au repos la clef 4 forme court-circuit sur les électrodes. Lorsqu'on appuie sur la clef, on produit successivement la rupture de ce court-circuit et la mise de la préparation en circuit.

Il existe une dépendance entre la valeur du seuil d'ouverture et la résistance qui reste en dérivation sur la préparation au moment de l'annulation du courant (1). En opérant comme nous l'avons décrit plus haut, avec la résistance R assez grande, on a toujours la même résistance, en dérivation sur la préparation ; cette résistance ne varie pratiquement pas au moment de la stimulation, et ne dépend pas des stimulations que l'on utilise. Avec le montage C nous avons aussi, dans quelques expériences, cherché le seuil d'ouverture simplement en fermant et en ouvrant la clef 4, avec le voltage $\Delta E = 0$, et l'inverseur a placé dans une position convenable. Avec un shunt de 3.000 ohms, une résistance R de 50.000 ohms, deux électrodes en série dont la résistance est supérieure à 100.000 ohms, la différence entre la résistance de la dérivation qui subsiste après l'ouverture de la clef 4 et la résistance qui est en dérivation sur la préparation lorsqu'on emploie la méthode habituelle est négligeable (2). Cette méthode n'a pas été utilisée avec le montage B. Pour ce montage, toutes les mesures sont faites par la méthode des deux clefs. Pour certaines expériences spéciales (v. plus loin) le montage B a été transformé en un simple montage « tout en série » et le seuil d'ouverture a été recherché par la méthode classique. Le montage B comprend en outre le chronaximètre de L. LAPICQUE, nouveau modèle (deux ruptures de contact successives) (3). Lorsqu'on se sert du chronaximètre, il est monté comme le représente le schéma B, la clef 1 étant fermée.

L'installation pratique que nous avons utilisée comporte des dispositifs accessoires non représentés sur le schéma :

1) Une série de dispositifs permettant la transformation instantanée du montage en d'autres montages.

2) Dispositifs de contrôle, permettant de connecter chacun des réducteurs de potentiel, et les électrodes à des appareils de mesures, voltmètres, galvanomètres, etc.

3) Nous avons utilisé depuis un certain temps le système suivant : deux chambres humides, avec une paire d'électrodes cha-

(1) Voir H. LAUGIER (1921), p. 64.

(2) La résistance en dérivation varie d'environ 5 millièmes de sa valeur initiale lorsqu'on ouvre la clef 4.

(3) Ce modèle a été modifié sur notre demande par la maison Boulitte. Dans le modèle courant, les deux contacts communiquent par la masse. Dans notre appareil les contacts sont indépendants.

cune, sont disposées sur la table d'expérience. Un petit dispositif permet de relier soit l'une soit l'autre paire d'électrodes au montage excitateur. On met dans chacune des chambres une préparation, et on fait les mesures alternativement sur l'une ou sur l'autre. On arrive ainsi à perdre moins de temps, tout en laissant reposer les préparations entre les mesures. Cette méthode permet aussi d'étudier dans des conditions semblables les préparations droite et gauche de la même Grenouille, qui ont subi des traitements différents.

ELECTRODES. — Nous nous sommes servi d'éléments impolarisables au calomel. Ces électrodes sont reliées à des tubes en verre, recourbés, effilés au bout et remplis de liquide physiologique. Le nerf repose sur les deux orifices de ces tubes effilés. La distance des électrodes est la même dans toutes les expériences (1) et égale à 15 mm.

LA CHAMBRE. — Nous avons utilisé deux types de chambre humide pour la préparation. Le premier est constitué par une gouttière creusée dans un bloc en paraffine avec deux trous dans le fond. Deux tubes en verre constituant les électrodes, remplis de liquide physiologique, entrent à frottement dur dans ces trous et pénètrent dans la chambre.

Le second type a été construit par nous suivant le conseil de H. LAUGIER afin d'éliminer la possibilité des formations de dérivations de courant dans la chambre humide. La chambre de ce type est constituée de plusieurs pièces séparées. Une plaque en carton paraffiné, avec un orifice au milieu, forme le fond de la chambre. Cette plaque repose sur des supports en ébonite. Sur la plaque on met un cadre en bois paraffiné formant les parois de la chambre et ayant les dimensions $13 \times 9 \times 3,3$ cm. A l'intérieur du cadre est tendue dans la direction transversale une rangée de fils paraffinés, parallèles entre eux, avec des intervalles de 8 mm., et ayant chacun 8 cm. de long. La préparation repose sur ces fils au milieu de la chambre. Aux deux extrémités de la préparation, sous le muscle et sous la portion de moelle qui reste rattachée au nerf, on met des petits carrés de carton paraffiné afin de les soutenir. Une plaque en verre recouvre le cadre ; on a ainsi une chambre fermée, avec cependant un orifice dans le fond. Les deux tubes-électrodes sont coudés à 90° ; la partie verticale (effilée au bout) de chaque tube pénètre dans la chambre par l'orifice du fond, et vient en contact avec le nerf, sans toucher en aucun point le fond ni les parois de la chambre. La partie horizontale des tubes permet de les fixer à l'extérieur de la chambre. Un bassin rempli d'eau situé dans la plaque du fond, autour de l'orifice, permet de maintenir une atmosphère humide dans la chambre.

(1) Sauf les expériences faites sur la préparation double pour l'excitation unipolaire (v. chapitre IV).

III.

Etude de la forme de la « courbe des seuils »

$$\Delta I = f(I_0).$$

DÉTERMINATION DE LA COURBE $\Delta I = f(I_0)$ POUR L'EXCITATION LIMINAIRE.

Nous avons montré que tous les stimuli électriques pouvaient être considérés comme une série continue, dont l'ouverture et la fermeture ne sont que deux cas particuliers.

Il est théoriquement très simple, comme nous l'avons vu, de réaliser un passage continu entre les divers modes de stimulation qui consistent en une variation brusque et durable de courant électrique.

On choisit une électrode (c'est l'électrode myoproximale dans presque toutes nos expériences) et on opère de façon à ce que la variation excitatrice se fasse toujours de façon à diminuer le potentiel de cette électrode par rapport à l'autre. Pour que ceci soit toujours réalisé, il suffit, avec notre montage, que l'inverseur *b* occupe la même position au cours de l'expérience ; alors la variation d'intensité a toujours le même sens par rapport à une électrode instrumentale donnée, quel que soit le sens du « courant initial » I_0 . En donnant à I_0 des valeurs différentes, et en faisant passer ce courant soit dans un sens soit dans l'autre, on détermine (« en montant ») pour chacune de ces valeurs le ΔI liminaire correspondant.

Si nous avons choisi comme électrode excitatrice celle qui se trouve plus près du muscle, le seuil de fermeture sera mesuré avec notre méthode en « courant descendant » et le seuil d'ouverture en « courant ascendant », les excitations se produisant dans les deux cas à la même électrode myoproximale.

Entre l'établissement du « courant initial » I_0 et l'apparition de la variation d'intensité ΔI nous laissons 3-4 secondes. L'établissement du courant I_0 se fait progressivement à l'aide du condensateur C. Le condensateur est déconnecté avant qu'on appuie sur la clef 1 dont le fonctionnement provoque la variation excitatrice.

Pour représenter les résultats ainsi obtenus, nous portons en ordonnée les valeurs de ΔI donnant le seuil, et en abscisse les valeurs du courant initial I_0 , en tenant compte de leurs directions (v. chapitre I et fig. 3).

Dans presque toutes nos expériences les voltages des sources reliées aux deux réducteurs de potentiel sont égalisés ; la résistance du circuit d'excitation étant très grande par rapport à la résistance des réducteurs, nous pouvons exprimer les valeurs de I_0 et de ΔI par le nombre des plots, pris sur les réducteurs de potentiel correspondants.

L'ensemble des points se rapportant à la même préparation et à la même électrode excitatrice constitue une « courbe des seuils » représentant la fonction $\Delta I = f(I_0)$ pour la stimulation liminaire.

Nous avons déjà analysé sur un schéma (fig. 3) une « courbe des seuils ». Nous avons montré comment sur cette courbe sont situés les différents seuils (1). Dans l'étude expérimentale de la forme de la « courbe des seuils » nous avons observé les conditions suivantes :

1. La préparation une fois installée dans la chambre humide, l'opérateur n'y touche plus, sauf pour des cas où l'on veut comparer la courbe $\Delta I = f(I_0)$ avant et après lésion, ou produire une nouvelle lésion sur une préparation déjà lésée. Dans quelques cas exceptionnels nous avons touché la préparation, mais les mesures faites avant et après cette intervention ne sont pas considérées comme faisant partie de la même courbe des seuils (v. plus loin).

2. Lorsqu'on fait passer des I_0 intenses il faut s'assurer que le phénomène de « décalage » n'intervient pas (2). Afin de l'éviter, nous avons intercalé au cours de nos expériences des intervalles de plusieurs minutes dès qu'il s'est agi de fortes intensités. Ensuite nous avons employé le procédé suivant : pour les excitations avec des I_0 « anodiques » intenses le seuil est déterminé *deux* fois, avec un intervalle entre les deux mesures. La première fois l'on détermine à peu près la

(1) Il est entendu que ΔI et I_0 sont représentés sur toutes nos figures à la même échelle, de sorte que le seuil d'ouverture est situé, comme sur le schéma de la figure 3, à l'intersection de la bissectrice d'ouverture (ligne interrompue avec inscription « ouvertures ») et de la « courbe des seuils » (ligne en trait plein).

(2) Le seuil d'ouverture, élevé au début, peut baisser considérablement lorsqu'on répète plusieurs fois l'excitation. H. CARDOT et H. LAUGIER (1920) qui ont étudié ce phénomène lui ont donné le nom de « décalage ». Le décalage disparaît, si on laisse la préparation reposer quelques minutes. Voir H. CARDOT et H. LAUGIER (1920) et H. LAUGIER (1921, p. 78). Nous insisterons sur le phénomène de décalage dans le chapitre V.

valeur du seuil, ce qui nécessite des tâtonnements ; la seconde fois, on commence dès le début à faire des mesures dans le voisinage de la valeur précédemment trouvée, ce qui permet de trouver la valeur du seuil plus rapidement, en atténuant le « décalage ». Cependant nous ne pouvons pas affirmer que le « décalage » n'intervient d'aucune façon dans nos mesures. Nous croyons même que le « décalage » est un phénomène que l'on ne peut jamais éviter complètement.

Dans certaines expériences, après avoir mesuré le ΔI liminaire pour un courant polarisant I_0 de sens déterminé, nous mesurons le ΔI pour le I_0 ayant la même valeur mais de sens inverse ; les mesures sont faites ainsi « par couples » chaque couple comprenant une mesure avec I_0 négatif et une mesure avec I_0 positif, ayant la même valeur absolue. Comme le « décalage » semble être déterminé par les passages de courant, ce procédé semble tout à fait approprié pour ce genre de mesures,

Forme de la courbe des seuils obtenue sur des préparations normales.

Nos expériences sont réalisées avec l'emploi de la solution physiologique balancée (1). La préparation est humectée au cours de la dissection avec cette solution. Quand la dissection est terminée, avant de poser la préparation sur les électrodes, nous la rinçons sommairement dans le même liquide.

Les courbes établies sur différentes préparations n'ont pas la même étendue pour toutes les expériences ; nous avons étudié, dans certains cas, uniquement les seuils correspondant à des I_0 positifs, dans d'autres cas c'est la région des I_0 négatifs qui a été explorée. Enfin, ce sont parfois des I_0 des deux sens, mais dont les valeurs absolues sont comprises dans des limites relativement étroites. Pour cette raison, nous indiquons plus loin le nombre de préparations qui peuvent donner des renseignements sur telle ou telle région de la courbe, ce nombre étant inférieur au nombre total des préparations ayant servi à l'établissement de la forme de la courbe $\Delta I = f(I_0)$.

(1) Nous avons employé deux solutions physiologiques. L'une est faite suivant la formule de J. FULTON (1926, p. 111) sans phosphate disodique (J. FULTON a employé la solution avec ou sans phosphate). L'autre solution employée est le Ringer normal ; nous n'avons pas observé de différence entre les résultats obtenus avec ces deux solutions.

Résultats expérimentaux.

Nous donnons onze exemples de courbes obtenues dans ces conditions, les préparations n'ayant pas été lésées à dessein.

La rhéobase est mesurée plusieurs fois pour la même expérience ; dans les cas où les chiffres sont représentés sur les figures, nous donnons dans le texte toutes les valeurs obtenues pour la rhéobase, sans les mettre sur la figure.

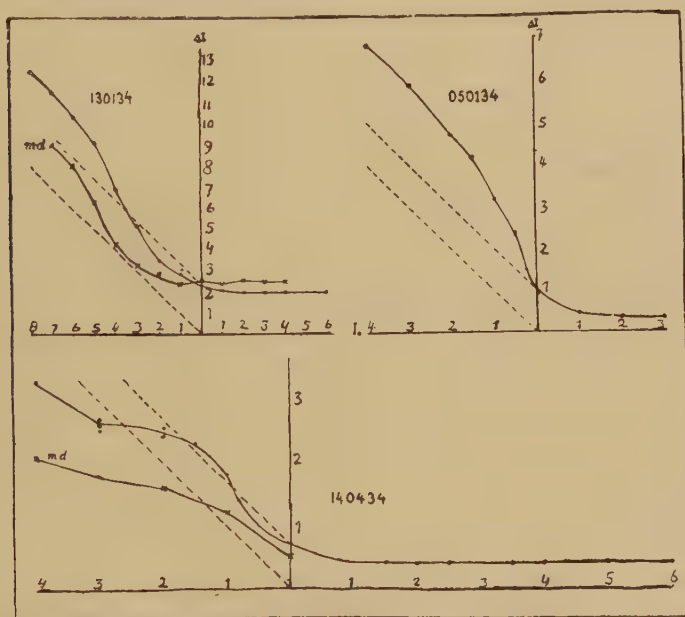


FIGURE 5.

EXPÉRIENCE 13.01.34. — *Rana fusca*. Sciatique gastrocnémien gauche, $t^{\circ} 19^{\circ}$. Excitation myoproximale (v. fig. 5) montage B, résistance $R = 50000$ ohms.

Excitation myoproximale.

« Courant chevauchant »										Rhéobase	Exc « en échelon »				
I_0	80	70	60	50	40	30	20	10	09						
ΔI	125	115	103	91	69	52	35	28	31	0	10	20	30	40	60
										23	21	20	20	20	20
										25					
										26					

Excitation myodistale (la courbe est marquée sur le dessin par les lettres md) (1).

« Courant chevauchant »								Rhéobase	Exc. « en échelon »			
I_0	70	60	50	40	30	20	10	0	10	20	30	10
ΔI	90	80	63	43	33	29	24	26	24	26	25	25
				43				27				
								27				
								26				
								28				

EXPÉRIENCE 05.01.34. — *Rana fusca*. Sciatique gastrocnémien gauche, t° non notée, montage B, $R = 50000$ ohms. Après dissection la préparation est laissée environ 15 minutes dans la solution physiologique. Dans cette expérience les courbes $\Delta I = f(I_0)$ ont été établies pour les deux électrodes excitatrices. Ensuite une lésion a été produite à proximité de l'électrode myoproximale et la courbe a été refaite pour cette électrode. Puis une lésion a été produite au voisinage de l'autre électrode (myodistale) et une courbe a été établie pour cette dernière. Notre figure ne représente qu'une seule courbe : celle qui correspond à l'électrode myoproximale avant la production de la lésion. Les valeurs sont exprimées en volts aux bornes des réducteurs (les sources reliées aux deux réducteurs n'ayant pas le même voltage).

Excitation myoproximale avant la lésion.

« Courant chevauchant »								Rhéobase	Exc. « en échelon »		
I_0	4	3	2	1,5	0,5	0,25	0	0	1	2	3
ΔI	6,8	5,9	4,7	4,2	2,3	1,55	1,07	1,07	0,45	0,35	0,3
					2,3	1,5	0,9	0,9			
							1	1			

EXPÉRIENCE 14.04.34. — *Rana fusca*. Sciatique gastrocnémien gauche, $t^\circ 21^\circ$. Résistance $R = 50000$ ohms.

(1) Nous donnons sur nos tableaux et figures les valeurs absolues de I_0 , sans indiquer le signe, qui sera — pour le courant chevauchant, l'ouverture, etc., et + pour le courant en échelon.

Excitation myoproximale.

« Courant chevauchant »								Rhéobase	Exc. « en échelon »											
I _o	40	30	20	15	10	08	05		0	10	15	20	25	30	40	50	60	70	90	110
ΔI	33	25	23	23	18	14	10	07	04	04	04	03	04	04	04	04	04	04	04	
		26	25		18			08												
		27						07												
								08												

Excitation myodistale.

« Courant chevauchant »						Rheobase
I _o	50	40	30	20	10	
ΔI	27	21	18	16	12	0
						05
						06
						06

Le dessin de la fig. 5 ne reproduit qu'une partie de la courbe établie dans cette expérience. La courbe obtenue est d'ailleurs peu typique.

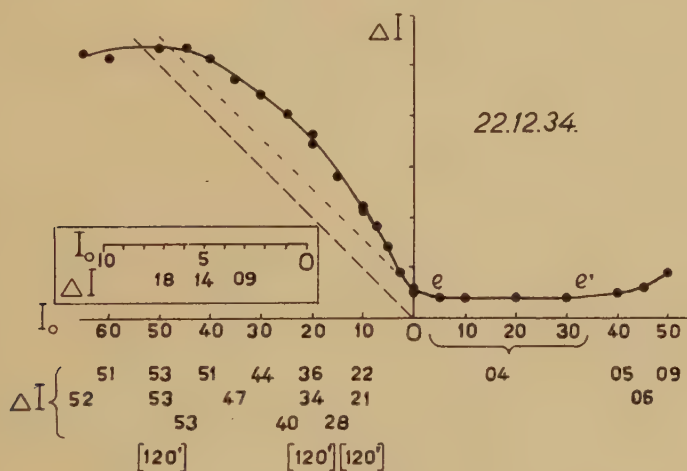


FIGURE 6.

Une « courbe des seuils » expérimentale. En bas, entre crochets, sont indiqués les intervalles (en minutes) entre les mesures, dont les résultats sont inscrits au-dessus.

EXPÉRIENCE 22.12.34. — *Rana fusca*. Sciatique gastrocnémien droit t° 21°. Excitation myoproximale. R = 150000 ohms. Montage B. Les chiffres sont marqués sur la fig. 6 ; 6 v. par réducteur Rheobases : 06 (3 fois), 05 (2 fois).

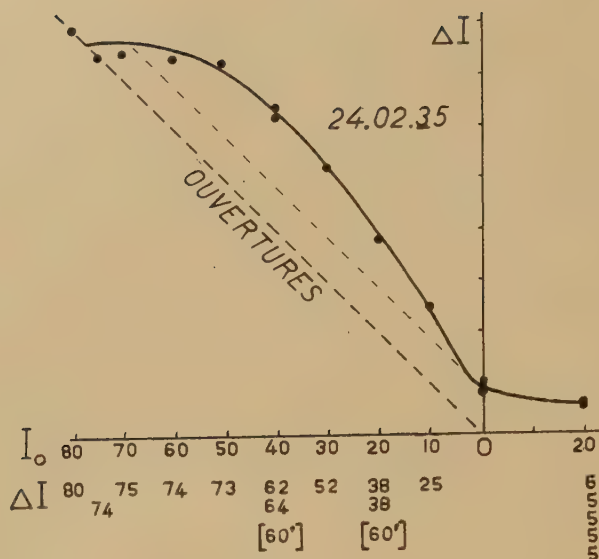


FIGURE 7.

Une « courbe des seuils » expérimentale. En bas, entre crochets, sont indiqués les intervalles (en minutes) entre les mesures, dont les résultats sont inscrits au-dessus.

EXPÉRIENCE 24.02.35. — *Rana fusca*. Sciatique gastrocnémien gauche, t° 20°5. Excitation myoproximale. Montage B. Résistance $R = 150000$ ohms. 6 v. par réducteur. Chiffres voir fig. 7. Rhéobases : 10 (2 fois), 09 (4 fois), 08 (1 fois).

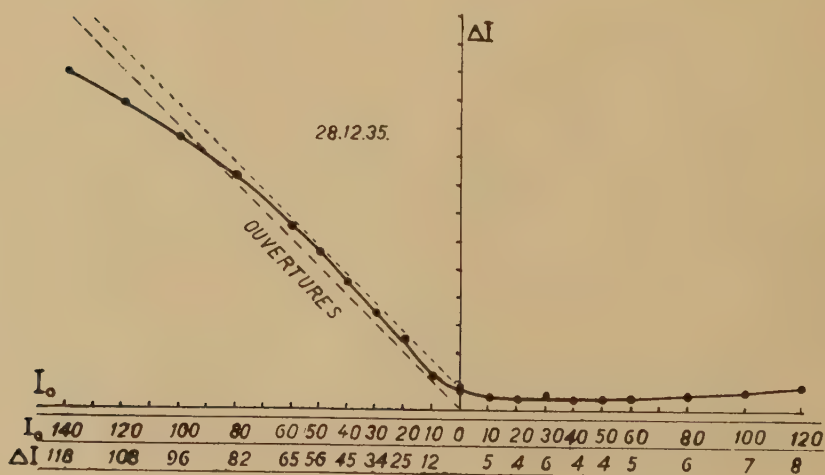


FIGURE 8.

EXPÉRIENCE 28.12.35. — *Rana fusca*. Sciatique gastrocnémien droit, t° 21°. Excitation myoproximale. Montage B. Résistance $R = 150000$ ohms. 6 v. par réducteur. Chiffres voir fig. 8. Rhéobases : 08 (3 fois), 07 (4 fois).

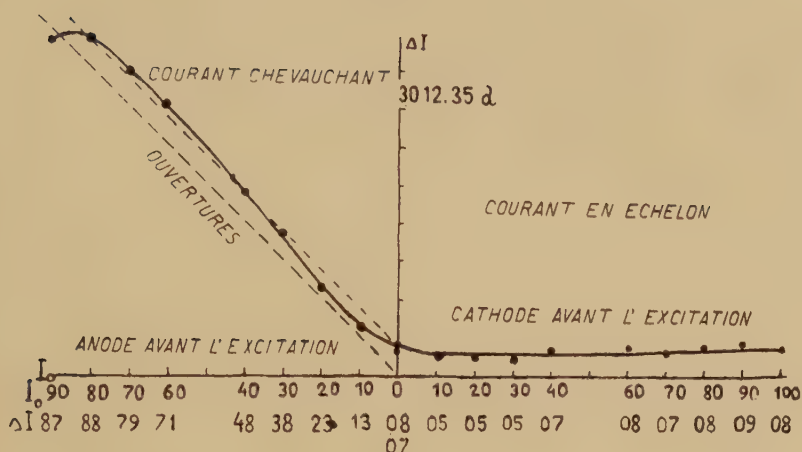


FIGURE 9.

EXPÉRIENCE 30.12.35 d. — *Rana fusca*. Sciatique gastrocnémien droit, $t^{\circ} 22^{\circ}$. Excitation myoproximale. Montage B. Résistance $R = 150000$ ohms. 6 v. par réducteur. Chiffres voir fig. 9. Rhéobases : 08 (12 fois), 07 (3 fois).

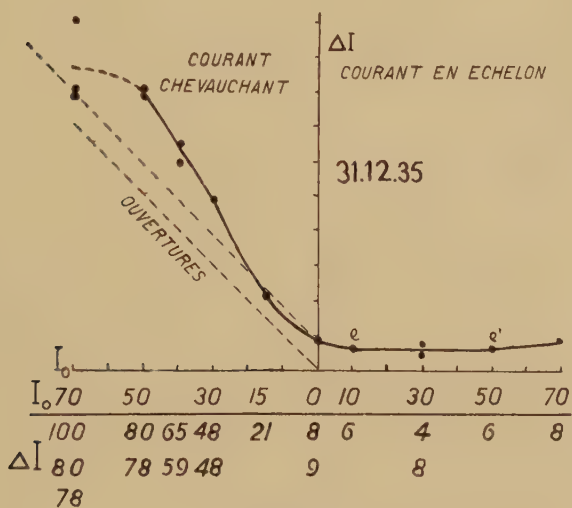


FIGURE 10.

EXPÉRIENCE 31.12.35. — *Rana esculenta*. Sciatique gastrocnémien gauche, $t^{\circ} 21^{\circ}$. Excitation myoproximale. Montage B. Résistance $R = 150000$ ohms. 6 v. par réducteur. Chiffres voir fig. 10. Rhéobases : 09 (10 fois), 08 (7 fois).

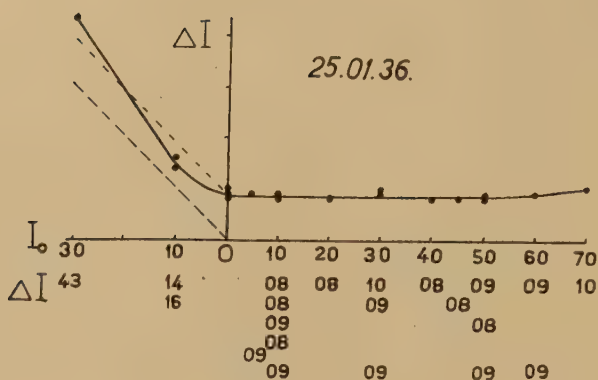


FIGURE 11.

EXPÉRIENCE 25.01.36. — *Rana esculenta*. Sciatique gastrocnémien gauche, t° 21°. Excitation myoproximale, Montage B. Résistance R = 150000 ohms. 6 v. par réducteur. Chiffres voir fig. 11. Rhéobases : 10 (3 fois), 09 (2 fois), 08 (2 fois).

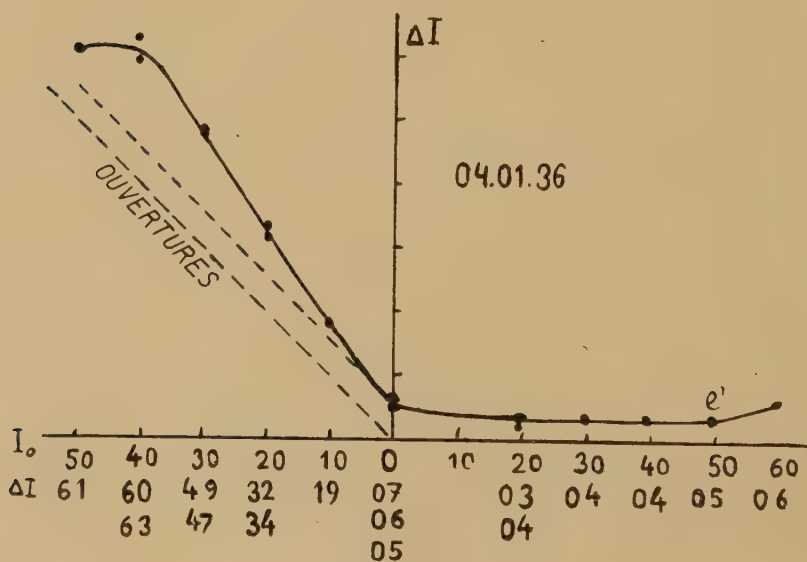


FIGURE 12.

EXPÉRIENCE 04.01.36. — *Rana esculenta*. Sciatique gastrocnémien gauche, t° 18°. Excitation myoproximale. Montage B. Résistance R = 150000 ohms, 6 v. environ par réducteur. Chiffres voir fig. 12. Rhéobases : 05 (11 fois), 06 (9 fois), 07 (1 fois), 08 (1 fois à la fin).

Après l'établissement de la courbe $\Delta I = f(I_0)$, le nerf est pincé à 1 mm. environ de l'électrode excitatrice, après quoi les mesures sont refaites ; les chiffres suivants sont obtenus :

« Courant chevauchant »			Rhéobase	Exc. « en échelon »
I_0	40	20	0	20
ΔI	29	08	06	05
			06	
			08	

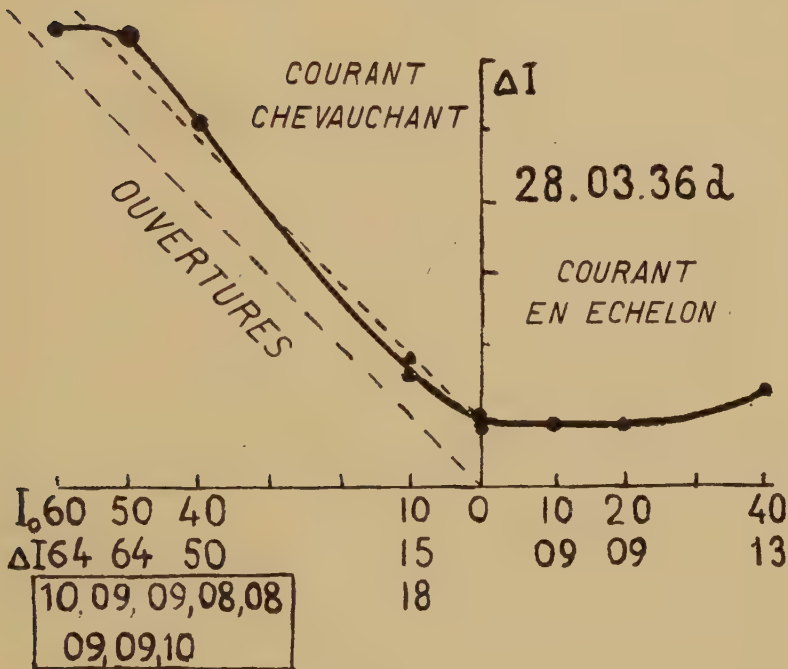


FIGURE 13.

EXPÉRIENCE 28.03.36 d. — *Rana esculenta*. Sciatique gastrocnémien droit, $t^\circ 19^\circ$, montage B, résistance $R = 150.000$ ohms. 6 v. par réducteur. Chiffres v. fig. 13. Les valeurs successives pour les rhéobases sont représentées sur la figure et encadrées.

FORME GÉNÉRALE DE LA COURBE.

Déjà l'examen des résultats qui sont représentés sur les figures 5-13 montre que les courbes $\Delta I = f(I_0)$ peuvent être très différentes quantitativement. Peut-être, ces différences peuvent-elles être réduites par une « standardisation » plus grande des expériences et une technique plus soignée ; peut-être faut-il chercher leurs origines dans des facteurs, dont nous n'avons pas su tenir compte ; en tout cas nous sommes en présence de courbes qui diffèrent. Ces courbes ont cependant certains caractères communs que nous essayerons de préciser.

LE « PLATEAU » CORRESPONDANT AU MINIMUM DE SEUIL.

La courbe $\Delta I = f(I_0)$ comprend en général une partie horizontale, plus ou moins longue, dont l'ordonnée correspond au seuil minimum (41^e préparations, pas d'exception). Ceci indique que pour des valeurs de courant polarisant comprises entre certaines limites (que nous désignerons par e et e' , (v. fig. 6 et 10) e' étant supérieure à e) la variation liminaire garde la même valeur. En se déplaçant à partir de la région du plateau vers la gauche (dans le sens du courant polarisant I_0 négatif, ou « anodique ») on constate, à partir d'un certain point (correspondant au courant polarisant dont la valeur est désignée par e) une remontée de la courbe, ayant la forme d'un S renversé. Si l'on se déplace vers la droite à partir de la région du plateau, on observe également, à partir d'un point (qui correspond au courant initial e'), une remontée de la courbe — le seuil d'excitation commence à croître lorsque le courant polarisant dépasse une certaine valeur — ceci doit être rapproché de l'action dépressive de la cathode. En aucun cas on n'observe de diminution du seuil à droite du plateau.

Le point e correspondant à la limite « gauche » du plateau, est situé le plus souvent à droite de l'axe des ordonnées — dans ce cas toute la région du plateau correspond à des I_0 et des ΔI de même sens, et représente des excitations par accroissement de l'intensité du courant (« courants en échelon »). Dans certains cas, cependant, le plateau peut passer par l'axe des ordonnées — le point e se trouve alors sur

l'axe des ordonnées (courant polarisant initial nul, seuil de fermeture), ou même à gauche de l'axe des ordonnées. Dans ces cas la valeur du seuil minimum — l'ordonnée du plateau — est égale au seuil de fermeture.

LONGUEUR DU PLATEAU ET ACTION DÉPRESSIVE DE LA CATHODE.

Il est difficile de déterminer d'après nos courbes la longueur exacte du plateau, car la montée de la courbe au voisinage du plateau se fait d'une façon graduelle. La détermination précise des valeurs du courant initial polarisant e et e' qui « limitent » la région du plateau demanderait des mesures nombreuses de seuil ΔI pour des I_0 très rapprochés au voisinage des points e et e' . Nous n'avons pas cherché à le faire étant surtout préoccupés par la détermination de la forme générale de la courbe $\Delta I = f(I_0)$. Indiquons *comme ordre de grandeur* — environ 2-7 rhéobases, en remarquant que ce chiffre est souvent dépassé (v. expériences 14.04.34 et 30.12.35).

MONTÉE EN S, PARTIE « ANODIQUE » DE LA COURBE ET L'EXCITATION D'OUVERTURE.

En se déplaçant à partir du plateau vers la gauche sur nos figures, c'est-à-dire vers les I_0 de direction telle que l'électrode excitatrice soit l'anode avant l'apparition de la variation d'intensité ΔI , nous constatons l'existence d'une montée en forme de S renversé (39 préparations). La courbe $\Delta I = f(I_0)$ tourne sa concavité vers le haut, puis vers le bas. Dans les cas où il est possible de situer le point d'inflexion, il se trouve toujours à gauche de l'axe des ordonnées, dans la région « anodique » (I_0 négatifs).

Nous avons vu que le seuil d'ouverture sur nos courbes était représenté par le point d'intersection de la « bissectrice d'ouverture » avec la courbe $\Delta I = f(I_0)$. Cette bissectrice est tracée en ligne interrompue sur nos figures. La valeur du seuil d'ouverture varie suivant les préparations ; on peut dire que le seuil d'ouverture est environ 8-10 fois plus grand que le seuil de fermeture, et 15-20 fois plus grand que l'ordonnée du « plateau ».

Remarquons que la forme de la courbe $\Delta I = f(I_0)$ est

telle qu'une droite parallèle à la « bissectrice des ouvertures » (c'est-à-dire formant 45° avec l'axe des I_0 « anodique ») peut dans certains cas, couper la courbe $\Delta I = f(I_0)$ en 2 points dans sa région « anodique ». Ceci est extrêmement important ; c'est précisément cette forme de la courbe $\Delta I = f(I_0)$ qui crée le phénomène paradoxal de la lacune, dont il est question plus loin. C'est également cette forme en S de la courbe qui détermine l'existence pour certaines valeurs de I_0 de l'« addition », et son absence pour d'autres valeurs de I_0 .

L'« ADDITION » DANS LE COURANT CHEVAUCHANT.

Rappelons que nous disons qu'il y a « addition » dans le courant chevauchant si pour une valeur de I_0 inférieure au seuil d'ouverture (1) la variation excitatrice efficace ΔI est telle que le courant final $I_0 + \Delta I$ est inférieur au seuil de fermeture. L'annulation du courant initial I_0 prise à part est insuffisante pour donner l'excitation d'ouverture. De même l'établissement du courant « final » non précédé du courant initial ne donne pas de réponse, car ce courant final est inférieur au seuil de fermeture. Mais le passage brusque du courant I_0 au courant final $I_0 + \Delta I$ (courant chevauchant) excite la préparation.

Nous avons appelé cette relation « l'addition » et nous devons reconnaître que ce terme ne convient pas du tout, pour désigner le phénomène, car on ne peut nullement considérer le courant chevauchant comme une « somme » d'une ouverture et d'une fermeture.

On peut facilement montrer que le *stimulus-seuil* qui présente la relation appelée « addition », doit être représenté par un point situé entre la bissectrice des ouvertures et une parallèle à cette bissectrice, passant par le point, correspondant au seuil de fermeture.

En effet, les stimuli correspondant à un courant final de valeur quelconque K sont ceux qui satisfont l'équation $I_0 + \Delta I = K$ ou $\Delta I = (-1) I_0 + K$. Cette expression est l'équation d'une droite parallèle à la bissectrice d'ouvertures et qui coupe sur l'axe des ordonnées une portion égale à la valeur K . Les stimuli correspon-

(1) Il serait plus correct de dire : pour un courant initial I_0 dont l'annulation ne suffit pas pour provoquer la réponse du tissu ; les ouvertures d'intensité plus grandes que le seuil peuvent être inefficaces, même en courant ascendant (v. plus loin, chapitre IV).

dant à un courant final inférieur à K seront disposés sous cette droite. Donc les stimuli correspondant à un courant final inférieur au seuil de fermeture seront représentés par des points situés au-dessous de la droite parallèle à la bissectrice d'ouverture et passant par le point représentant le seuil de fermeture. D'autre part les stimuli au courant chevauchant sont représentés par des points situés au-dessus de la bissectrice d'ouverture. Enfin d'après la façon même d'établir la courbe $\Delta I = f(I_0)$ pour tous les seuils correspondant aux stimulations par courant chevauchant, il a été vérifié que l'annulation du courant I_0 ne suffit pas pour provoquer une réponse du tissu. Les stimuli *liminaires* qui présentent l'« addition » pour le courant chevauchant sont donc disposés entre la bissectrice d'ouverture et la parallèle à cette bissectrice passant par le seuil de fermeture.

La bissectrice des ouvertures ainsi que la parallèle passant par le seuil de fermeture sont tracées sur toutes nos figures, et l'on peut voir, d'après le dessin, dans quel cas l'addition a lieu. Dans l'expérience 28-12-35 (fig. 8) toute la partie de la courbe représentant les seuils en courant chevauchant est comprise entre la bissectrice et la « parallèle ». L'addition a lieu toujours, et le courant « final » est dans tous les cas inférieur au seuil de fermeture. Mais ce cas n'est pas fréquent.

Pour les expériences 28-03-36 d, 30-12-35 d, 14-04-34, on voit que l'addition a lieu pour les petites valeurs de I_0 , disparaît pour des valeurs plus grandes, et réapparaît pour des valeurs voisines du seuil d'ouverture (v. fig. 5, 9 et 13).

Enfin on voit pour les expériences 22-12-34, 24-02-35, 05-01-34 que « l'addition » n'a pas lieu du tout pour des faibles valeurs de I_0 (v. fig. 5, 6 et 7).

Il faut admettre, si l'on admet que la courbe $\Delta I = f(I_0)$ est une courbe continue, que l'« addition » a lieu *toujours* pour des valeurs I_0 voisines du seuil d'ouverture.

La relation entre ΔI et I_0 qui correspond au phénomène d'« addition » n'a rien de paradoxal. C'est une particularité de la fonction $\Delta I = f(I_0)$. Cependant, il peut être utile de tenir compte de cette possibilité. Notons que G. COPPÉ a constaté dans ses recherches faites avec des courants alternatifs des relations qu'il a rapprochées lui-même de l'« addition » dans le courant chevauchant (1934). Une théorie d'excitabilité qui représenterait la forme de la courbe $\Delta I = f(I_0)$ expliquerait du même coup l'existence de l'addition. (1).

(1) Dans sa théorie du mécanisme physico-chimique d'excitation, A. MONNIER (1934) a essayé d'expliquer l'existence du phénomène d'addition dans le « courant chevauchant ».

Le fait que, sur la même préparation, pour différents « courants initiaux » I_0 , correspond au seuil un « courant final », tantôt supérieur, tantôt inférieur au seuil de fermeture, n'a rien d'étonnant. Ce fait montre simplement que nous n'avons pas le droit de considérer le courant chevauchant comme une somme de deux parties, « partie ouverture » et « partie fermeture », et raisonner comme si la partie fermeture, suffisante en elle-même pour donner la réponse, était précédée d'une partie « ouverture » augmentant encore l'état d'excitation — si ceci était vrai, le courant final pour un seuil du courant chevauchant devrait être toujours inférieur au seuil de fermeture, or ce n'est pas le cas pour la plupart des préparations. D'autre part, l'existence du phénomène d'« addition » montre (et c'est pour cela que nous avons employé le terme « addition ») que l'on ne peut pas attribuer soit à la « partie fermeture » soit à la « partie ouverture » le rôle de l'excitant unique — il faut considérer l'ensemble qui est la « variation excitatrice » — ΔI .

CONTINUITÉ DE LA COURBE DES SEUILS $\Delta I = f(I_0)$.

Si les lois polaires d'excitation sont respectées dans tous les cas, y compris le courant chevauchant, l'excitation aura lieu toujours pour des ΔI positifs (« négativation » de l'électrode excitatrice) et les courbes $\Delta I = f(I_0)$ que nous avons construites constituent l'image fidèle des phénomènes excitateurs.

Nous n'avons absolument aucune raison, dans ce cas, de supposer l'existence d'une discontinuité dans ces courbes. L'allure des courbes empiriques $\Delta I = f(I_0)$ est généralement assez régulière, ne comporte pas de « paliers » nets et peut certainement être interpolée à l'aide d'une équation, représentant une fonction continue. La continuité d'une courbe *empirique* ne peut naturellement pas être démontrée sans que l'on fasse d'hypothèse supplémentaire. Cependant, lorsqu'on est en présence d'un phénomène ayant la même allure que celui que nous étudions, on admet généralement la continuité de la courbe correspondante. Dans quelques expériences nous avons cherché à mesurer les ΔI liminaires pour des I_0 très rapprochés, en réduisant le nombre d'accumulateurs connectés à nos réducteurs de potentiel, pour avoir plus de finesse dans les mesures. On obtient alors une série de points très rapprochés, « serrés », qui dessinent une courbe bien

« continue ». Naturellement, on ne peut réaliser ces mesures que pour une portion très limitée de la courbe (nous les avons faites au voisinage du seuil de fermeture), car il faut laisser des intervalles entre les mesures, pour éviter le « décalage » et d'autre part, il faut refaire plusieurs fois les mêmes mesures pour s'assurer que les seuils d'excitation présentent une stabilité suffisante. Si on voulait mesurer dans ces conditions une « courbe des seuils », depuis le seuil d'ouverture jusqu'au seuil de fermeture, il faudrait un temps énorme, et l'expérience semble pratiquement impossible à réaliser.

COURBES « ATYPIQUES » ET INFLUENCE DE LA LÉSION PRODUITE
A PROXIMITÉ DE L'ÉLECTRODE EXCITATRICE SUR LA FORME DE
LA COURBE DES SEUILS $\Delta I = f(I_0)$.

Nous avons constaté sur deux préparations une forme de courbe $\Delta I = f(I_0)$ qui présente certaines différences de forme avec les courbes que l'on trouve dans les autres cas. Ces courbes n'ont pas pour des valeurs de I_0 négatifs (anélectrotonus, à gauche de l'axe des ordonnées) la forme caractéristique en S ; ils présentent le phénomène d' « addition » pour toutes les valeurs de I_0 et un seuil d'ouverture bas.

Une de ces courbes est obtenue par l'excitation à l'électrode myodistale, c'est-à-dire celle qui se trouve plus près de la partie sectionnée de la préparation (voir fig. 5, 14.04.34 md),

Dans le second cas nous avons obtenu une courbe « atypique » au début de l'expérience, mais en mesurant quelque temps après les seuils sur la même préparation, nous n'avons plus observé cette forme ; nous avons retrouvé la forme normale en S.

Nous avons appelé ces courbes « courbes atypiques », car, pour les deux cas de ce genre, nous avons observé sur la Grenouille 49 cas de courbes « typiques ».

Il est probable que la forme « atypique » des courbes est due à la lésion à proximité de l'électrode excitatrice. Nous avons fait quelques expériences dans lesquelles nous produisions une lésion à proximité de l'électrode excitatrice, pour déterminer ensuite de nouveau la forme de la courbe.

Ces essais ont montré qu'on pouvait obtenir dans certains cas une forme de courbe « atypique » en écrasant le nerf au voisinage de l'électrode excitatrice (quelques cas sont repré-

sentés sur la figure 14). Ces courbes ressemblent beaucoup aux deux cas observés sur des préparations saines que nous avons mentionnés plus haut. Il est possible que ces deux préparations « saines » étaient en réalité lésées au cours de la dissection à l'insu de l'opérateur.

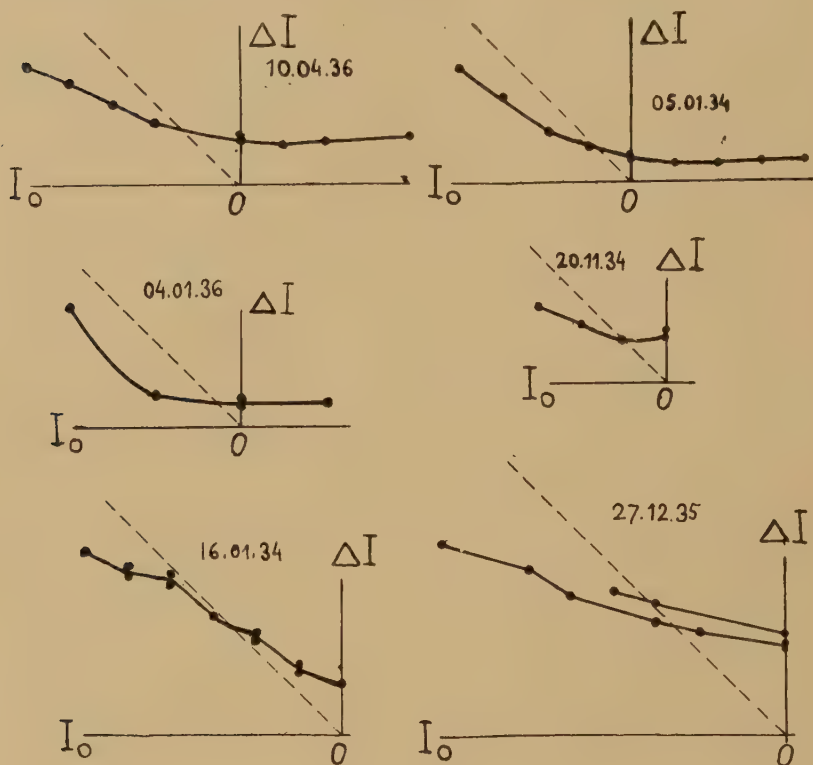


FIGURE 14.

Courbes atypiques, obtenues sous l'effet de la lésion (pincement, écrasement) du nerf près de l'électrode excitatrice.

Notons que l'on connaît depuis longtemps que la lésion en général diminue la valeur du seuil d'ouverture (voir H. LAUGIER, (1921), p. 68).

La forme « atypique » des courbes n'est pas toujours nette. Il est possible que dans certains cas, il s'agisse d'une forme de courbe habituelle en S, déplacée vers la gauche par rapport à l'axe des ordonnées. D'ailleurs nous connaissons des cas, dans lesquels la

lésion a pour conséquence, non une forme « atypique » de la courbe, mais un déplacement « vers la gauche » de la courbe qui garde la forme « en S ».

DÉFORMATION DES COURBES DES SEUILS $\Delta I = f(I_0)$ AVEC
LE TEMPS.

Nous avons constaté au cours de nos recherches l'existence d'un phénomène que nous n'avons pas encore pu étudier d'une façon systématique.

Plusieurs auteurs ont signalé des faits qui permettaient de supposer que la courbe $\Delta I = f(I_0)$ pour une préparation donnée subit une transformation au cours du temps, à partir du moment où la préparation est disséquée et posée sur les électrodes. On trouve des indications sur l'existence de ce phénomène déjà dans le travail de O. NASSE (1870).

Sur une préparation fraîche il arrive souvent que le seuil d'ouverture est bas d'abord, et augmente ensuite (v. LAUGIER, 1921, p. 91). Il faut donc supposer que dans ce cas le point où la courbe $\Delta I = f(I_0)$ coupe la « bissectrice des ouvertures » se déplace avec le temps, donc que la courbe des seuils subit une transformation.

R. BONNARDEL dans son travail de 1934 publie des données qui indiquent qu'il existe un processus analogue pour le seuil des courants en échelon correspondant à un courant initial voisin de la rhéobase.

Enfin, A. STROHL en 1935, en répétant nos expériences sur l'« addition » dans les excitations par courant chevauchant, a constaté qu'une préparation qui présente le phénomène d'« addition » pour un courant initial relativement petit (0,25 à 1,2 rhéobases) peut ne plus le manifester après avoir séjourné un temps plus ou moins long dans la solution physiologique.

Nous pouvons donc penser d'après ce qui précède que 3 points de la courbe des seuils peuvent changer de position avec le temps. Dans tous les cas il semble qu'il s'agit d'une augmentation de seuil pour un courant initial polarisant déterminé.

Nous avons vu, en effet, au cours de nos recherches l'existence dans certains cas de la déformation de la courbe des seuils avec le temps.

Le matériel dont nous disposons est tout à fait réduit et « occasionnel ». Nous ne pouvons pas donner de précisions

sur le côté quantitatif du phénomène, surtout que le phénomène lui-même semble présenter des grandes variations suivant les cas, et ne semble pas être un phénomène général. Nous l'avons observé sur 17 préparations de Rana et nous n'avons pas encore essayé de l'étudier d'une façon plus approfondie.

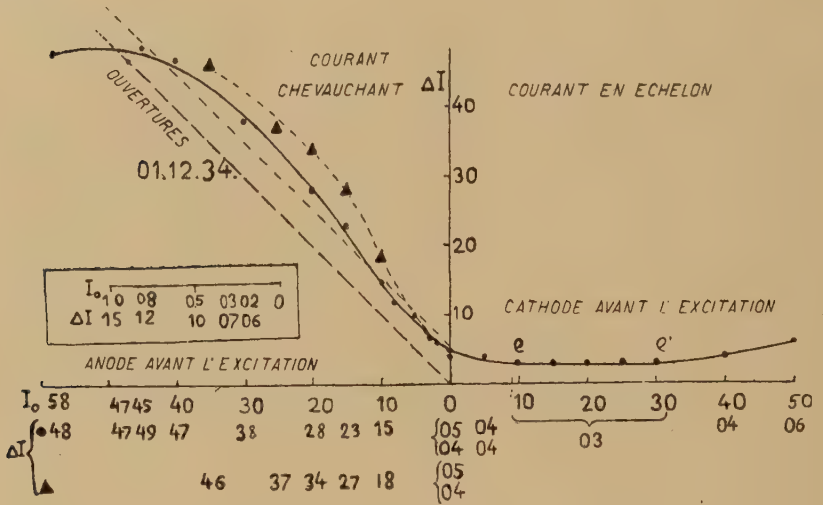


FIGURE 15.

Exemple de « déformation » de la courbe des seuils avec le temps. Les stimuli représentés par les triangles sont obtenus par des mesures postérieures à celles qui sont représentées par les points.

Le phénomène que l'on observe d'habitude est le suivant : après avoir déterminé le seuil ΔI pour certains courants initiaux I_0 , on trouve, après un certain temps, pour les mêmes valeurs des I_0 , des valeurs de ΔI différentes de celles qui ont été obtenues précédemment. Parfois ces différences sont petites, et on pourrait croire à des variations dues aux causes fortuites, si ces variations n'avaient pas un caractère nettement systématique : on trouve par exemple, que toutes les valeurs de ΔI sont supérieures à celles qui étaient obtenues avant pour les mêmes valeurs de I_0 . Il semble (et nous donnons ce résultat avec toutes les réserves) qu'en général pour la plus grande partie de la région de la courbe qui correspond à la polarisation anodique (I_0 négatif avec notre convention

de signe) le seuil ΔI augmente avec le temps. Ceci cependant n'est pas général. Nous avons vu dans un cas tous les seuils d'abord diminuer, puis augmenter.

Nous donnons 3 exemples de déformation de la courbe des seuils.

EXPÉRIENCE 21-1-36 d. - *Rana Esculenta*. Sciatique gastrocnémien droit. t° 21°. Résistance $R = 150.000$ ohms, montage B. 6 volts environ par réducteur.

	Rhéobase	Courant « en échelon »			
I_0	0	10	20	30	40
ΔI	08 08	05		04	
	Intervalle 5'				
	07 07 07		05	06	05
	Intervalle 7'				
	09 09 10		08	08	
	Intervalle 5'				
	09 08		08		08

EXPÉRIENCE 20-1-36 d. — *Rana fusca*. Sciatique gastrocnémien droit
t° 21°. Montage B. Résistance R = 150.000 ohms. 6 volts par
réducteur.

Temps		« Courant chevauchant »			Rhéobase	Courant « en échelon »		
		I _o	30	20		10	20	30
10 h. 10	Δ I			26	07 06 06 06	04	05	
10 h. 25								
10 h. 28			37		06 06 06 06	05		06
10 h. 45								
10 h. 50					05 05 04	04		04
11 h. 5								
11 h. 10				17	04 03 04 03	03		
11 h. 25				35			02	
11 h. 30			42		03 02 03	02 02		02

On voit dans cette expérience les valeurs des seuils croître avec le temps pour les courants initiaux « anodiques » et diminuer pour les I_o « cathodiques ». La rhéobase diminue continuellement.

EXPÉRIENCE 1.12.34. — *Rana fusca*. Sciatique gastrocnémien droit t° 17°. Montage B, résistance R = 150.000 ohms. 6 volts par réducteur. Pour les chiffres voir fig. 15.

Rhéobases : pour la première série de mesures (seuils représentés par les points sur la fig. 15) 05, 05, 05, 04, 05 ; pour la seconde série (triangles sur la fig 15) 0,5 05, 05, 04.

Les expériences indiquées plus haut sont données à titre d'exemple. Nous ne savons pas si le phénomène de déformation est fréquent ; il semble en tous cas qu'il n'est pas un phénomène général. Il arrive d'obtenir des valeurs identiques en remesurant les seuils, même avec des grands intervalles de temps (2 heures, une heure, voir exp. 24.02.35, fig. 7 et 22.12.34, fig. 6). Notons que dans la plupart des cas que nous avons observés, la courbe des seuils qui subit une déformation garde toujours la forme caractéristique « en S » avec un plateau.

Effet sur la forme de la courbe des seuils $\Delta I = f(I_0)$ de quelques substances.

Nous n'avons pas cherché, dans ces expériences, à étudier d'une façon systématique les effets de certaines substances, et les conditions précises de leur action. Nous avons simplement voulu voir si la « courbe des seuils » $\Delta I = f(I_0)$ pouvait subir une déformation sous l'effet de quelques substances et dans quel sens cette déformation pouvait avoir lieu. Il est possible, bien entendu, que les mêmes substances, à d'autres concentrations, avec des conditions différentes, modifient la courbe des seuils d'une autre manière.

COCAÏNE.

Nous avons employé dans nos expériences des solutions de chlorhydrate de cocaïne à 0,5 p. 1000 ou à 0,75 p. 1000 dans le liquide physiologique balancé.

Nous avons utilisé 22 préparations de sciatique gastrocnémien de *Rana*. Deux de ces préparations ont été traitées par une méthode qui diffère de la méthode employée dans les autres expériences.

Nous donnons ci-dessous les résultats obtenus sur ces deux préparations.

EXPÉRIENCE 26.04.35. g. - Sciatique gastrocnémien gauche de *Rana fusca*, t° 17°. Montage B. Résistance $R = 150.000$ ohms. 6 volts environ par réducteur. La préparation est plongée pour 1 h. 33' dans la solution balancée, après quoi les mesures sont faites (la courbe est représentée fig. 16 en points noirs). Ensuite on met la préparation dans une solution de 0,75 p. 100 de chlorhydrate de cocaïne dans la solution balancée ; après 1 heure 5'

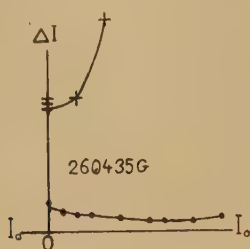


FIGURE 16.

d'immersion on retire la préparation du bain, on la rince sommairement dans la solution balancée et on fait des déterminations (fig. 16, la courbe est représentée par les croix).

	Rhéobase	Courant « en échelon »			
		10	20	25	40
I_0	0				
ΔI	44				> 140
	42	46			
	42		73		
	46			> 150	
	∞				

EXPÉRIENCE du 5.04.35. — *Rana esculenta*. Sciatique gastrocnémien gauche, t° 21°. Résistance R = 150.000 ohms. Voltage : 6 v. environ par réducteur. La préparation est mise sur les électrodes et la courbe des seuils $\Delta I = f(I_0)$ est déterminée à l'état frais (fig. 17, points noirs). Ensuite la préparation est plongée pour une heure dans une solution de 0.75 p. 1000 de chlorhydrate de cocaïne dans la solution balancée, après quoi elle est posée sur les électrodes. La préparation, ainsi traitée, est inexcitable. Elle est remise dans la solution physiologique balancée pour une durée de 2 heures, ensuite les mesures sont faites avec des intervalles de repos (la fig. 17 représente ces chiffres par les croix).

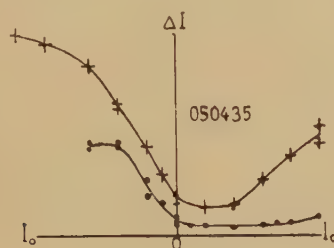


FIGURE 17.

I ₀	« Courant chevauchant »						Rheobase	Courant « en échelon »				
	55	45	30	20	10	05		10	20	30	40	50
Δ I							11					
							11		12	19		
							14				28	
							12					
							11					32
					31		11					
							11					
							11					
							11	10				
				44-46			10					
			59				10					
		66				22	09					
	69						09					
							09					38

Dans toutes les autres expériences nous avons établi les courbes sur des préparations qui, après la dissection, sont mises directement dans la solution cocaïnisée pour une durée qui varie de 35 minutes à 1 h. 30 min. suivant les expériences (v. fig. 18). D'autre part sur 19 préparations-témoins les courbes des seuils ont été déterminées après une immersion dans une solution physiologique balancée, ne contenant pas de cocaïne.

Les modifications de la forme de la « courbe des seuils » $\Delta I = f(I_0)$ qu'on observe à la suite d'une immersion dans une solution cocaïnisée ont toujours les mêmes caractères généraux. Ces modifications n'ont été trouvées sur aucune des préparations-témoins ayant séjourné dans la solution balancée sans cocaïne, même pour des durées d'immersion considérables.

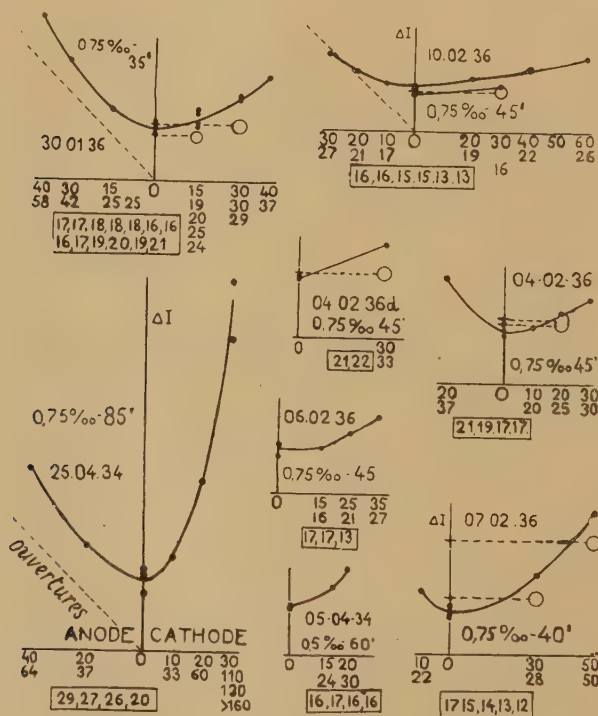


FIGURE 18.

Courbes des seuils obtenues sur des préparations cocaïnisées. A droite de l'axe des ordonnées les seuils augmentent — le catélectrotonus créé par le courant initial augmente le seuil, au lieu de le diminuer. Les cercles réunis par des lignes horizontales à des croix correspondent à des vérifications par « encadrement ». On a vérifié par plusieurs mesures alternées que le stimulus représenté par la croix est efficace, tandis que le stimulus représenté par le cercle est inefficace. Les valeurs successives de la rhéobase sont indiquées dans les rectangles.

1) La cocaïne augmente tous les seuils ; le ΔI augmente pour tous les genres d'excitation (fait signalé pour la rhéobase par L. LAPICQUE et R. LEGENDRE (1922), DÉRIAUD et LAUGIER (1921), J. RÉGNIER (1929)).

2) La forme de la courbe $\Delta I = f(I_0)$ pour le nerf soumis à l'action de la cocaïne diffère de celle qu'on obtient sur une préparation fraîche ou sur une préparation qui est longtemps restée dans la solution physiologique balancée sans cocaïne. La courbe fournie par une préparation « normale » comprend une région plate (plateau), dont la plus grande partie correspond aux excitations par accroissement de l'intensité du courant (à droite de l'axe des ordonnées sur nos figures). L'ordonnée de ce plateau est généralement plus petite que le seuil de fermeture — dans l'excitation par accroissement brusque du courant (« courant en échelon ») la variation excitatrice liminaire est plus petite que le seuil de fermeture.

Ceci correspond à l'« augmentation d'excitabilité » par le catelectrotonus (produit ici par le courant initial) qui a lieu le plus souvent sur une préparation normale. Ce n'est que pour des valeurs de I_0 dépassant 5-6 fois la rhéobase que le seuil peut commencer à augmenter (« action dépressive de la cathode ») et dépasse le seuil de fermeture.

Sur un nerf soumis à l'action de la cocaïne, au contraire, on observe une remontée de ΔI pour des valeurs relativement faibles de I_0 (1).

Dans ce cas la diminution du seuil de ΔI pour des I_0 positifs (« catelectrotonus ») peut ou bien se manifester pour des valeurs de I_0 comprises entre des limites très étroites (exp. 05.04.35 g. fig. 17) ou bien ne pas avoir lieu du tout (ceci est le cas le plus fréquent, v. toutes les autres figures). Le « catelectrotonus », au lieu de diminuer le seuil, peut donc l'augmenter fortement sur une préparation cocaïnisée.

La courbe des seuils $\Delta I = f(I_0)$ pour les nerfs cocaïnisés prend le plus souvent un aspect très différent de la courbe

(1) La rhéobase est augmentée pour des préparations cocaïnisées ; il ne serait peut être pas légitime d'exprimer en rhéobases les valeurs de I_0 pour lesquelles le seuil augmente. Si nous comparons simplement les valeurs des intensités de I_0 qu'il faut dans les deux cas pour que le seuil ΔI dépasse le seuil de fermeture, nous voyons une différence très grande entre les préparations « normales » et cocaïnisées. Dans les mêmes conditions d'expérience, même voltage au réducteur, etc., sur une préparation cocaïnisée, à $I_0 = + 30$ correspond un seuil ΔI dépassant la rhéobase d'une façon appréciable. Dans les préparations ayant subi une immersion dans le liquide physiologique balancé, par contre, ceci ne s'observe *jamais*.

Rappelons que l'inversion des modifications électrotoniques d'excitabilité sous l'influence de différents facteurs (asphyxie, narcose, etc.) a été étudiée par W. THÖRNER (1922-1924). On peut supposer que dans les cas où cette inversion a lieu, la forme de la courbe des seuils est modifiée.

normale : c'est une courbe « en U » dont le minimum se trouve au voisinage du seuil de fermeture ($I_0 = 0$). Une courbe de ce type indique, qu'un courant polarisant de sens quelconque (que ce soit l'an- ou le catelectrotonus aux électrodes excitatrices) augmente le seuil ΔI , c'est-à-dire diminue l'excitabilité.

CHLORURE DE POTASSIUM.

Nous avons utilisé 30 préparations en tout ; sur 20 seulement les mesures ont pu être faites, les dix autres étant inexcitables après le séjour dans le bain.

Nous avons utilisé les bains suivants :

1) Pour 9 préparations, le mélange de 1 partie de solution isotonique de KCl et de 4 parties de solution balancée ;

2) Pour 8 préparations, le mélange de 1 partie de solution isotonique de KCl et de 9 parties de solution balancée ;

3) Pour 2 préparations, le mélange de 1 partie de solution isotonique de KCl et de 5 parties de solution balancée.

Enfin, dans un cas (exp. 16.10.35) la technique a été totalement différente des autres cas — nous donnerons les détails et les chiffres correspondants dans le chapitre IV.

Les préparations sont laissées dans le bain pour une durée qui varie de 15 à 50 minutes suivant les expériences.

Dans ces conditions, nous avons constaté dans 7 cas l'existence de courbes des seuils qui ressemblent à des courbes des seuils obtenues sur des préparations normales, mais qui sont décalées « vers la gauche » sur nos figures — effet qui pourrait être obtenu également par un « catelectrotonus » constant superposé à l'excitation (v. plus loin chapitre VI).

Dans les autres cas, la forme des courbes n'a pu être établie avec certitude, car les valeurs des seuils sont extrêmement instables et varient beaucoup au cours de l'expérience. Cependant nous avons pu établir par la méthode d'« encadrement » l'existence de certains phénomènes.

1) Dans tous les cas sauf deux on observe l'« addition » (v. plus haut) pour les petites valeurs de I_0 (1).

(1) A. STROHL (1935) en étudiant le phénomène d'« addition » pour les petites valeurs de I_0 constate que ce phénomène disparaît après le séjour de la préparation dans le liquide physiologique balancé. Notre maître H. PIÉRON a émis l'idée que les ions potassium jouent dans ce phénomène un rôle important (v. H. PIÉRON, 1935). Or précisément, nous voyons que la préparation immergée dans une solution contenant beaucoup de KCl présente le phénomène « d'addition » très marqué — ce qui semble confirmer l'hypothèse de H. PIÉRON. Il est possible que pour une certaine proportion de KCl la préparation pourrait se conserver un temps long, sans être tuée, et présenter « l'addition » comme une préparation fraîche.

2) Sur quatre préparations nous avons observé le phénomène paradoxal de la « lacune » de GRÜTZNER (v. plus loin).

3) Sur la plupart des préparations le seuil ΔI ne diminue pas pour les I_0 positifs — le « catelectrotonus » ne diminue pas le seuil. Au contraire parfois même pour des petites valeurs positives de I_0 le seuil ΔI est augmenté. Ce phénomène est analogue à celui que l'on observe sous l'effet de la cocaïne.

4) Nous avons vu, sur quatre préparations (traitées par le bain 1 KCl + 4 s.b.), que le seuil ΔI est plus petit que la rhéobase pour des valeurs faibles *et négatives* de I_0 (« anelectrotonus » modéré). Le « minimum » de la courbe est dans ces cas situé non à droite, mais à gauche de l'axe des ordonnées. Voici un exemple :

EXPÉRIENCE 28.10.35. — Sciatique gastrocnémien gauche de *Rana esculenta*, t° 17°. Montage B. Résistance R = 150.000 ohms, 15 volts par réducteur. La préparation est laissée 25' dans un mélange d'une partie de KCl isotonique et de 4 parties de solution balancée.

Stimulation	I_0	ΔI	Résultat
Rhéobase.....	0	14	
Courant chevauchant.....	05	14	rep. forte.
— — — — — <i>seuil</i>	05	09	
Ex. fermeture.....	0	09	pas de rep.
— — — — —	—	—	pas de rep.
Courant chevauchant.....	05	09	rep nette.
Fermeture.....	0	09	pas de rep.
Courant chevauchant.....	05	09	pas de rep.
— — — — —	05	14	pas de rep.
Fermeture.....	0	14	pas de rep.
— — — — —	0	19	rep. forte.
Courant chevauchant <i>seuil</i>	05	17	
Fermeture.....	0	17	pas de rep.
Courant chevauchant.....	05	17	rep. nette.
Fermeture.....	0	17	pas de rep.
— — — — —	0	17	pas de rep.
Courant chevauchant.....	05	17	rep nette.
— — — — —	05	17	rep. nette.
Fermeture.....	0	17	rep. nette.
Rhéobase.....	0	17	
Fermeture.....	0	15	pas de rep.
Courant chevauchant.....	05	15	rep. nette.
— — — — —	05	15	rep. nette.
Fermeture.....	0	15	pas de rep.

On voit que les valeurs des seuils évoluent, mais on peut montrer par « encadrement » l'existence de la diminution du seuil ΔI pour l'« anelectrotonus ».

Les préparations-témoins ayant séjourné dans la solution physiologique balancée ne présentent pas les modifications dont nous venons de parler (sauf, dans certains cas, la présence du phénomène d'« addition » pour les I_0 faibles — comme ceci a lieu également pour les préparations fraîches normales).

CHLORURE DE CALCIUM.

Nous avons soumis 15 préparations de sciatique gastrocnémien de Rana à un bain de solution isotonique de chlorure de calcium. La durée d'immersion varie entre 15 minutes et 1 heure. 4 préparations après ce traitement sont devenues inexcitables ; les 11 autres ont fourni, par contre, des résultats assez cohérents.

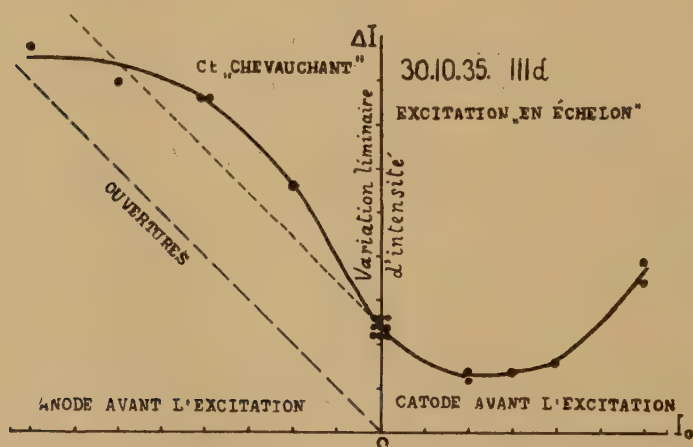


FIGURE 19.

Courbe des seuils obtenue sur une préparation ayant été immergée pendant 20' dans un bain de CaCl_2 .

Les courbes obtenues ont la forme typique en S, analogue à celle qui est représentée sur la fig. 19 ; cependant ici encore le « plateau » est modifié par rapport à ce que l'on trouve sur des préparations non immergées dans un bain avant les mesures, ou ayant séjourné dans un bain de solution balancée.

Le catélectrotonus abaisse le seuil, au moins pour certaines valeurs de courant polarisant ; le minimum de ΔI se trouve à droite de l'axe des ordonnées ; mais ce « minimum » n'a pas en général la forme d'un « plateau » étalé. Le relèvement de la courbe (« action dépressive de la cathode ») a lieu pour des valeurs de I_0 relativement faibles (2-3 rhéobases environ). L'« addition » généralement n'a pas lieu pour les valeurs faibles de I_0 . Voici trois exemples :

EXPÉRIENCE 30.10.35. III d. (v. fig. 19. — *Rana fusca*, sciatique gastrocnémien droit, t° 19°. Montage B. Résistance R = 150.000 ohms. 15 volts par réducteur. Durée d'immersion 20'. Excitation myodistale.

	« Courant chevauchant »				Rhéobase	Courant « en échelon »			
I_0	40	30	20	10	0	10	15	20	30
ΔI	44	40	38	28	v. plus bas	06	07	08	18-20
			38			07			17

Rhéobases : 11, 11, 12, 11, 12, 12, 13, 13.

EXPÉRIENCE 30.10.35 I d. — *Rana esculenta*. Sciatique gastrocnémien droit, t° 21°. Montage B, résistance R = 150.000 ohms. 15 volts par réducteur. Durée d'immersion 18'.

	« Courant chevauchant »				Rhéobase	Courant « en échelon »			
I_0	25	15	05	0	05	10	15	25	30
ΔI	40	34	15	v. plus bas	05	06	06	10	20

Rhéobases : 08, 08, 09, 10, 10, 11.

On vérifie par encadrement l'existence de l'« action dépressive de la cathode » pour $I_0 = + 30$.

EXPÉRIENCE 28.10.35 II d. — *Rana esculenta*. Sciatique gastrocnémien droit, t° 18°. Montage B, résistance R = 150.000 ohms, 15 volts par réducteur, durée d'immersion 30'.

	« Courant chevauchant »			Rhéobase	Courant « en échelon »			
I _o	30	20		0	05	10	20	30
Δ I	40	33		v. plus bas	05	05	08	15

Rhéobases : 07, 07, 07, 11.

IV.

Intensité de stimulation pour les divers modes d'excitation. Phénomène paradoxal de la lacune dans l'excitation d'ouverture, et les conditions quantitatives de son apparition.

Notion d'intensité des stimuli.

On a souvent besoin de considérer un ensemble de stimuli électriques qui représentent le même mode d'excitation (par exemple l'excitation de fermeture) ordonnés d'après leur intensité. La possibilité de comparer l'intensité des différents stimuli a une importance capitale -- rappelons simplement la relation qui relie l'intensité du stimulus à son temps limite d'action, et le rôle que cette relation joue en électrophysiologie, en particulier pour la détermination de la chronaxie du tissu.

Pour les excitations de fermeture, d'ouverture, et pour d'autres modalités d'excitation on classe d'habitude les stimuli d'après l'intensité du courant établi dans le circuit d'excitation ; ainsi on considère que l'efficacité d'un stimulus de fermeture est proportionnelle à l'intensité du courant établi *au moment* de l'excitation ; l'efficacité de la stimulation d'ouverture sera proportionnelle à l'intensité du courant qui parcourt la préparation *avant* l'annulation excitatrice. Cette façon de classer les stimuli est naturellement une convention, qui n'est pas nécessairement la meilleure. Nous l'analyserons du point de vue qui nous a déjà permis de considérer tous les seuils comme faisant partie d'une série continue.

Comment faut-il représenter de ce point de vue, pour un mode d'excitation donné, la série des stimuli qui correspondent à des intensités croissantes du courant électrique, établi dans le circuit d'excitation ?

Excitation de fermeture (établissement de courant).

Les stimuli de fermeture ont tous ceci de commun qu'ils ne sont précédés d'aucun courant ; d'habitude, le circuit

d'excitation n'est pas fermé avant la production de la variation excitatrice. Les stimuli de fermeture d'intensité différente ne se distingueront que par la valeur de ΔI , laquelle, dans ce cas représente l'intensité du courant établi dans le circuit. Produire des stimulations en établissant dans la préparation des courants d'intensité de plus en plus grande, équivalent, d'après notre notation, à établir des ΔI de plus en plus grands, pour la même valeur (nulle) du courant initial I_0 .

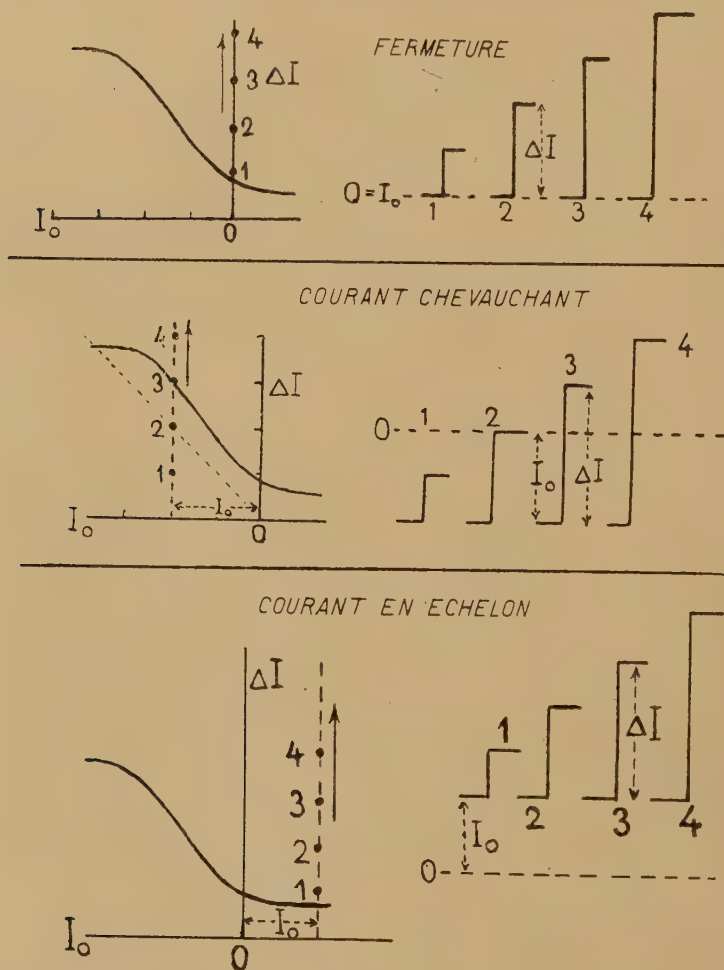


FIGURE 20.

Augmentation de l'intensité du stimulus pour les différentes « modalités » d'après la méthode que nous avons utilisée.

Ceci semble tout à fait logique : on suppose qu'un certain « état de polarisation », un certain équilibre, ou état d'« accommodation » est créé par un courant I_0 déterminé (nul pour la fermeture) au bout d'un temps suffisamment long; on compare donc, *pour le même état initial du tissu*, des « négativations » de plus en plus intenses. D'après la représentation graphique que nous avons utilisée pour la fonction $\Delta I = f(I_0)$ (courbes des seuils), ces stimuli d'intensité croissante seront représentés par les points disposés sur la même verticale, qui a pour abscisse le courant initial I_0 . Comme I_0 est nul pour l'excitation de fermeture, les stimuli de fermeture seront situés sur l'axe des ordonnées (v. figures 20 et 21, points f 1, f 2, f 3, etc.).

Nous avons employé cette même méthode pour la détermination des différents seuils d'excitation. Pour chacun des I_0 on produit des ΔI de plus en plus grands, en commençant par des valeurs inefficaces. Les points représentant ces stimuli sont situés sur la verticale ayant I_0 pour abscisse, l'« intensité du stimulus » (valeur de l'ordonnée ΔI) étant proportionnelle à la « hauteur » sur laquelle le point correspondant est situé (v. fig. 20).

Excitation d'ouverture (annulation de courant).

L'excitation par l'annulation du courant sera réalisée lorsqu'on établit un courant d'intensité I_0 , et que l'on produit, après un temps suffisamment grand, une variation d'intensité ΔI , égale en valeur absolue au courant I_0 et de signe contraire.

Si nous opérons en employant la méthode classique — en fermant d'abord, puis en ouvrant le circuit d'excitation — l'accroissement de l'intensité du courant dans ce circuit correspondra à une augmentation à la fois de la valeur absolue de I_0 et de ΔI , la relation $\Delta I = -I_0$ restant toujours valable. Avec ce mode d'augmentation de l'intensité du stimulus, le courant initial est différent pour chacune des stimulations d'ouverture; si l'on suppose qu'à chaque valeur de courant polarisant initial correspond un certain « état d'accommodation » du tissu, on devra admettre que les stimulations par l'annulation des courants d'intensité différente correspondent à des « états initiaux » à des « accommodations » différentes du tissu, et en plus à des « variations excitatrices »

ΔI différentes. Sur le schéma de la fig. 3 les stimuli correspondant à des annulations de courants de plus en plus

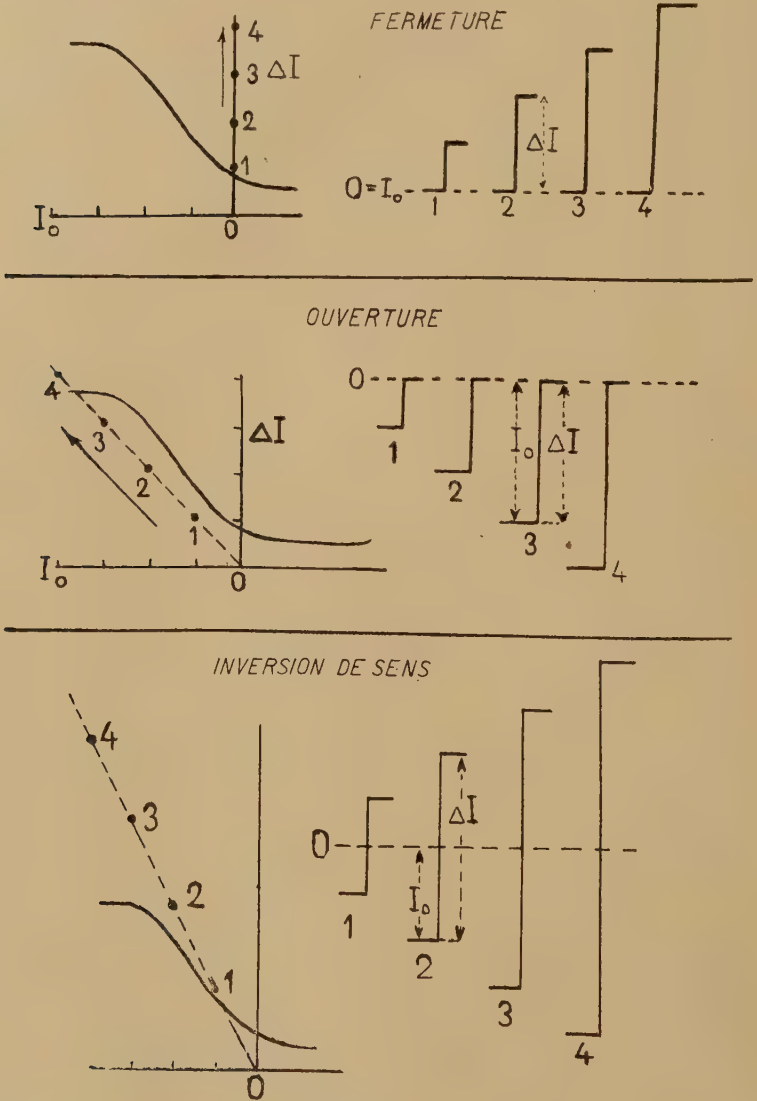


FIGURE 21.

Augmentation de l'intensité de stimulation par la méthode classique. L'augmentation de l'intensité du courant dans le circuit se traduit de façon différente suivant les modes de stimulation. Les stimuli 1, 2, 3, 4 correspondent à différentes intensités de courant dans le circuit.

intenses seront représentés par la série des points situés sur la bissectrice des ouvertures parcourue dans le sens indiqué par la flèche (voir fig. 3 et fig. 21). On voit que l'augmentation de l'intensité du courant dans le circuit doit être représentée sur notre schéma d'une façon toute différente, suivant qu'il s'agit d'ouverture ou de fermeture.

A priori il n'est nullement dit que lorsqu'on augmente le I_0 , en augmentant de la même quantité le ΔI , le stimulus doit devenir de plus en plus efficace. Pour le seuil d'excitation nous savons que la dépendance $\Delta I = f(I_0)$ n'est pas représentée par une fonction linéaire ; c'est une courbe en S qui se rapproche puis s'éloigne, puis se rapproche à nouveau de la bissectrice d'ouvertures, pour la couper et passer au-dessous (1). Etant donné cette forme en S de la courbe $\Delta I = f(I_0)$ on ne peut même pas affirmer que pour des ΔI et I_0 de signe contraire et égaux en valeur absolue, on devra obtenir nécessairement la réponse pour des valeurs absolues supérieures à celle du seuil d'excitation d'ouverture. Il n'est pas impossible que, pour un petit I_0 , la variation ΔI qui l'annule soit suffisante pour donner l'excitation, tandis que, pour un grand I_0 , la variation qui l'annule ne soit pas assez grande pour provoquer la réponse du tissu. C'est ce que nous avons observé dans certains cas.

PRÉPARATION POUR EXCITATION UNIPOLAIRE DOUBLE.

Cette méthode consiste à faire une préparation de deux sciatique-gastrocnémiens reliés à une portion de moelle, écraser la moelle et les parties adjacentes des nerfs, et disposer la préparation de façon à ce que chacune des électrodes soit placée sur un sciatique différent. On observe la réponse du muscle qui est près de l'électrode excitatrice. Cette méthode a été utilisée par L. LAPICQUE (1905) auquel elle a permis de montrer que l'excitation obtenue par des ondes électriques brèves est une excitation de fermeture (fait confirmé plus tard avec d'autres méthodes par H. CARDOT et H. LAUGIER).

(1) Telle est la forme de la courbe que nous avons généralement observée sur le sciatique-gastrocnémien de Grenouille et de Crapaud ; on ne peut naturellement pas affirmer qu'elle sera la même dans d'autres conditions, ou pour d'autres tissus.

CARDOT et LAUGIER en 1912 ont montré que les phénomènes observés sur cette préparation et qui avaient parfois été interprétés comme résultant de l'inversion des lois polaires de PFLÜGER, étaient en réalité en accord complet avec ces lois. Plus tard la méthode a été reprise par G. S. JUNIEFF et A. SELIANINOVA qui trouvèrent l'inversion des lois polaires pour les intensités supra-maximales (1934 et 1936). (1).

Avec cette préparation nous avons obtenu dans certains cas des courbes du type de celles qui sont représentées sur la fig. 22.

La courbe $\Delta I = f(I_0)$ atteint, et parfois coupe en passant au-dessous la « bissectrice des ouvertures » en donnant une ouverture à « seuil » très bas, puis remonte au-dessus de la dite bissectrice, pour la couper, comme nous avons pu le constater dans quelques expériences, en un point situé encore plus haut. Ceci fait que la réponse à l'ouverture apparaît pour une certaine intensité de courant, disparaît pour une intensité plus élevée et réapparaît pour une intensité encore plus forte. Nous avons, dans quelques expériences fait la vérification de l'existence du phénomène par la méthode classique. Pour cela nous transformons notre montage en un montage « tout en série » (2) et faisons des excitations comme on les fait d'après la méthode classique en fermant puis en ouvrant l'interrupteur monté en série avec les électrodes excitatrices. On observe alors des réponses à l'ouverture pour certaines intensités de courant dans le circuit, disparition des réponses pour des intensités plus élevées et réapparition pour des intensités encore plus élevées. Afin de bien établir l'existence du phénomène, et éliminer l'intervention possible des variations fortuites de seuils, du « décalage », etc., nous avons « encadré » le phénomène en produisant les ouvertures avec des intensités efficaces et inefficaces alternativement et dans l'ordre variable. Les résultats

(1) Malheureusement, nous n'avons pas de détails sur ce travail. Les auteurs n'ont publié que deux courtes notes. Nous ne savons pas quels sont exactement les phénomènes qu'ils ont observés. Il est souhaitable d'avoir un exposé détaillé de ce travail intéressant.

(2) Ce montage comprend une source avec réducteur de potentiel de LAPICQUE, les électrodes, l'interrupteur, la résistance R en série, et un condensateur muni d'interrupteur et monté en parallèle sur les électrodes. Le condensateur permet d'éviter la réponse à la fermeture du courant. Le passage du montage habituel que nous utilisons au montage « tout en série » se fait instantanément.

sont extrêmement nets, et démontrent d'une façon indiscutable l'existence du phénomène.

Dans ces expériences l'électrode excitatrice étant toujours celle qui se trouve le plus près du muscle observé (ce qui, d'après la terminologie classique correspond au courant « ascendant » quand il s'agit de l'excitation d'ouverture), la disparition des réponses à l'ouverture pour des valeurs supérieures au seuil n'a rien de commun avec la « loi des courants forts » de PFLÜGER et ne peut être attribuée à l'action inhibitrice de la seconde électrode. Un certain temps après la production de la lésion la courbe des seuils prend généralement un aspect différent de celui qu'elle avait tout de suite après la lésion — et le phénomène de la « lacune » disparaît. Nous avons pu, dans certains cas, le faire réapparaître en produisant une nouvelle lésion. Nous donnons les chiffres se rapportant aux expériences représentées sur la fig. 22.

EXPÉRIENCE 08-11-34. — *Rana fusca*. Préparation double. t° 20°.
Montage B, résistance R = 50.000 ohms, 3,8 v. environ par réducteur. Distances entre les électrodes : 35 mm.

Sciatique-gastrocnémien gauche (on observe le gastrocnémien gauche et on opère de façon à ce que l'électrode qui est « négative » au moment de la stimulation soit celle qui est en contact avec le sciatique gauche). Après quelques déterminations on écrase à nouveau la moelle et les parties adjacentes des nerfs. On établit la « courbe des seuils ».

I _o	N° des mesures	Courant chevauchant et ouverture									Rheobase
		50	40	35	30	25	20	15	10	05	0
ΔI	8-14					24	19	15	14	13	11
	15-26	52	48	44	41	32 31	22	15 16	12	10	10

Après l'établissement de cette courbe nous constatons que l'excitation correspondant à l'ouverture $I_0 = -15$, $\Delta I = 15$ est efficace ; en déterminant ensuite le seuil pour $I_0 = -15$ nous obtenons $\Delta I = 14$. Voici les résultats obtenus ensuite (l'expérience est faite sans intervalles de repos).

Excitation N°	Stimulation	Valeur absolue de		Résultat
		I_0	ΔI	
29	Chevauchant <i>seuil</i>	35	39	Pas de réponse. Réponse intense.
30	Ouverture.....	35	35	
31	Ouverture.....	15	15	
32	Chevauchant <i>seuil</i>	55	66	Réponse intense. Pas de réponse.
33	Ouverture.....	15	15	
34	Ouverture.....	20	20	
35	Chevauchant <i>seuil</i>	20	34	Pas de réponse.
36	Ouverture.....	15	15	
37	Chevauchant <i>seuil</i>	15	17	
38	Chevauchant <i>seuil</i>	40	55	

On voit qu'à la fin l'ouverture à 15 devient inefficace, cependant la variation excitatrice est égale à 17 pour le courant initial — 15 — la courbe passe tout près de la bissectrice d'ouvertures. On peut dire que l'ouverture à 15 est « presque efficace » tandis que pour le courant initial égal à — 40 il faut une variation excitatrice égale à 55 — variation qui est de 37 p. 100 supérieure à celle qui correspond à l'annulation pour le courant d'intensité — 40. Les résultats des mesures N^{os} 15-26 sont représentés sur la fig. 22.

Sciatique-gastrocnémien droit de la même préparation (l'électrode excitatrice est celle qui est en contact avec le sciatique droit).

On commence par établir la forme de la courbe des seuils. On obtient une courbe de forme typique, décalée vers la gauche, mais pas suffisamment pour que le phénomène de la lacune se manifeste. A ce moment nous enlevons la préparation de la chambre (1), nous nettoyons cette dernière, car un peu de liquide phy-

(1) Ceci est un cas tout à fait exceptionnel. Il est inutile de dire que pendant qu'on détermine la courbe des seuils on ne touche pas à la préparation. Mais ici on recommence les déterminations pour refaire une nouvelle « courbe des seuils » indépendante de celle établie précédemment.

siologique a pénétré par les électrodes, et nous écrasons encore une fois les restes de la moelle et les parties adjacentes de la préparation. Les mesures donnent ensuite les résultats suivants :

N ^{os} des mesures	Stimulation	I.	ΔI	Résultat
59	Rhéobase.....	0	10	
60	Chevauchant <i>seuil</i>	10	11	
61	— —.....	15	13	
62	— —.....	20	20	
63	Ouverture.....	25	25	pas de réponse
64	—.....	15	15	réponse intense
65	—.....	25	25	pas de réponse
66	—.....	15	15	réponse intense
67	Chevauchant <i>seuil</i>	25	27	
68	Ouverture.....	30	30	pas de réponse
69	—.....	15	15	réponse intense
70	Chevauchant <i>seuil</i>	30	39	
71	Ouverture.....	20	20	réponse intense
72	Chevauchant <i>seuil</i>	17	14	
73	— —.....	05	12	
74	Ouverture.....	15	15	réponse nette
75	—.....	30	30	pas de réponse
76	—.....	100	100	pas de réponse
77	—.....	120	120	réponse
78	—.....	27	27	réponse
79	—.....	50	50	pas de réponse
80-81	Chevauchant <i>seuil</i>	10	14	
82	Ouverture.....	15	15	réponse
83	—.....	30	30	pas de réponse
84	Chevauchant <i>seuil</i>	35	42	
85	— —.....	40	46	
	Intervalle 2' 30"			
86	Chevauchant <i>seuil</i>	40	47	
87	Ouverture.....	15	15	réponse
88	Chevauchant <i>seuil</i>	23	23	
89	— —.....	18	16	
90	— —.....	12	13	
91	— —.....	10	13	
92	Rhéobase.....	0	15	
	Intervalle 5 minutes			
93	Rhéobase.....	0	16	
94	Chevauchant <i>seuil</i>	10	15	
95	— —.....	20	25	
96	— —.....	15	17	
97	— —.....	25	33	
98	— —.....	30	43	

On voit qu'à la fin pour les mêmes valeurs de I_0 la mesure de ΔI donne des valeurs différentes de celles qui ont été obtenues au début et systématiquement plus élevées. Nous ne donnons pas les chiffres obtenus ensuite au cours de l'expérience. Les résultats des mesures N^{os} 59-91 sont représentés sur la fig. 22.

Remarquons que dans ces expériences les déterminations de seuils sont faites « en montant » et nous avons essayé dans tous les cas l'annulation du courant initial correspondant.

EXPÉRIENCE 3-11-34. — *Rana fusca*. Préparation double t° 19° montage B. Résistance en série R = 50.000 ohms ; distance entre les électrodes = 15 mm.

La préparation est installée dans la chambre à 15 h. 25 ; on détermine les courbes des seuils pour le sciatique droit puis pour le sciatique gauche (mesures N^{os} 1-33). Pour le sciatique droit on a une courbe atypique, presque horizontale comme on observe parfois lorsque le nerf est lésé (v. chapitre précédent). A 16 h. 50 on laisse la préparation reposer 25 minutes, puis on recommence les mesures sur le sciatique-gastrocnémien droit. Les résultats suivants sont obtenus (mesures N° 34-43).

	Courant chevauchant et ouverture										Rhéo- base
I _o	50	45	40	36	35	30	20	16	15	10	0
ΔI	55	49	41	32-33	35	29	18	15	16	15	14

Après l'établissement de ces données, nous constatons que la préparation ne répond pas à l'ouverture d'intensité 30 (quoique cette stimulation ait été efficace avant) et 45, tout en donnant une réponse intense à l'annulation (ouverture) d'intensité 20. Le montage est ensuite transformé en un montage ordinaire (classique), et on opère en fermant puis en ouvrant l'interrupteur ; on observe la réponse du muscle à l'ouverture du courant ascendant. En augmentant l'intensité par dizaines (gros plots du réducteur de potentiel de LAPICQUE, la manette des petits plots étant sur le plot 9) on observe que la secousse d'ouverture disparaît pour l'intensité 49, puis réapparaît à 129. On « encadre » ensuite le phénomène.

STIMULATION D'OUVERTURE.

N° des mesures	Intervalles	Intensité	Résultat
52	Intervalle 9'	19	réponse
53		59	pas de réponse
54		179	réponse
55		179	réponse
56		59	pas de réponse
57		19	réponse
58		50	pas de réponse
59		10	pas de réponse
60		170	réponse
61		20	réponse
62	Intervalle 7'	50	pas de réponse
63		20	réponse
64		50	pas de réponse
65		170	réponse
66		50	réponse
67		20	réponse intense
68		50	pas de réponse
69		150	réponse nette
70	Intervalle 5'	50	réponse très faible
71		20	réponse intense
72		20	réponse
73		50	pas de réponse
74	Intervalle 7'	170	réponse
74 ^b		50	réponse faible
75		170	réponse
76	Intervalle 8'	50	réponse
77		50	pas de réponse
78	Intervalle 11'	20	réponse intense
79		50	réponse très faible
80		20	réponse très intense

Ensuite, avec le montage habituel (fig. 4 B), on mesure de nouveau la courbe des seuils, on trouve maintenant une forme différente de la précédente : la lacune n'existe plus.

EXPÉRIENCE 9-11-34. — *Rana fusca*. Préparation double, montage B, t° 19°. Résistance R = 50,000 ohms. Distance entre les électrodes 35 mm.

On observe le gastrocnémien gauche, en opérant de façon à ce que l'excitation ait lieu à l'électrode correspondante. La détermi-

nation de la courbe des seuils $\Delta I = f(I_0)$ donne les chiffres représentés sur le tableau ci-dessous.

	Courant chevauchant et ouverture													Rhéobase
I_0	30	27	25	23	20	16	15	14	13	12	11	10	05	0
ΔI	33	30	26	25	19	16	14	14	13	13	13	12	11	10
						16	15							

La courbe qui correspond à ces chiffres est représentée sur la fig. 22 A. En déterminant ensuite la courbe des seuils, on obtient une autre courbe, de forme banale, dont une partie est représentée sur la fig. 22, exp. 09-11-34 B.

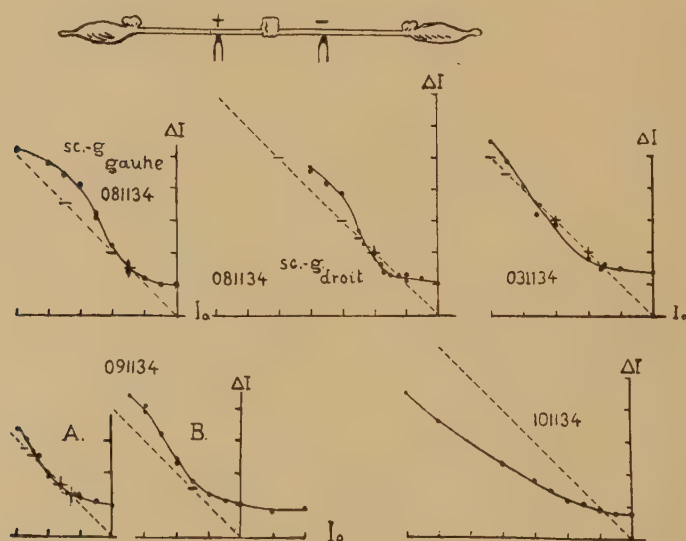


FIGURE 22.

Quelques courbes des seuils présentant le phénomène de la lacune (la courbe des seuils, après avoir coupé la bissectrice d'ouvertures, remonte au-dessus de cette dernière). Préparations doubles (v. texte). Les points noirs représentent les stimuli liminaires ; + stimuli qui se sont montrés efficaces ; — stimuli inefficaces. La figure 10.11.34 représente une courbe « atypique » sans « lacune ».

PRÉPARATION ORDINAIRE DE SCIATIQUE-GASTROCNÉMIIEN.

Sur des préparations ordinaires nous avons observé quatre cas où la courbe des seuils montre l'existence d'une lacune.

Un de ces cas a été obtenu après la lésion, les trois autres ont été observés sur des préparations non lésées à dessein. Nous donnons les chiffres et la figure se rapportant à une expérience particulièrement nette.

EXPÉRIENCE 29-11-34. — *Rana fusca*. Sciatique-gastrocnémien gauche, t° 20°. Montage B. Résistance R = 150.000 ohms ; 6 v. environ par réducteur.

Courant chevauchant et ouverture												Rhéobase	Courant en échelon
I ₀	60	55	45	40	35	30	25	20	15	10	05	0	05
ΔI	65	60	48	43	34	28	22	18	14	10	08	06	06
				42								06	

Au cours de la détermination des chiffres du tableau nous avons vérifié plusieurs fois que les excitations par annulation du courant (ouverture) pour $|I_0| = 10$, $\Delta I = 10$ et pour $|I_0| = 25$, $\Delta I = 25$ sont efficaces, tandis que les annulations pour $|I_0| = 45$, $\Delta I = 45$ et pour $|I_0| = 5$, $\Delta I = 5$ ne donnent pas de réponse. Nous faisons ces excitations dans divers ordres.

Ensuite nous opérons de la façon classique, en établissant des courants de différentes intensités et en observant la réponse du tissu au moment de l'ouverture de l'interrupteur placé en série avec les électrodes. En augmentant l'intensité du courant excitant, nous constatons que la réponse à l'ouverture apparaît pour une intensité de 07 disparaît pour 30 et réapparaît entre 70 et 80. Nous produisons ensuite plusieurs fois et dans un ordre différent des excitations correspondant aux intensités 10 (qui se montre toujours efficace), 30 (inefficace) et 90 (efficace). On rétablit ensuite le montage habituel, on mesure la rhéobase (valeur 06) et on fait quelques déterminations de seuils.

	Courant chevauchant et ouverture				Rhéobase
I_0	90	80	70	50	0
ΔI	73	73	70	56	06

Les résultats des mesures sont représentés sur la figure 23.

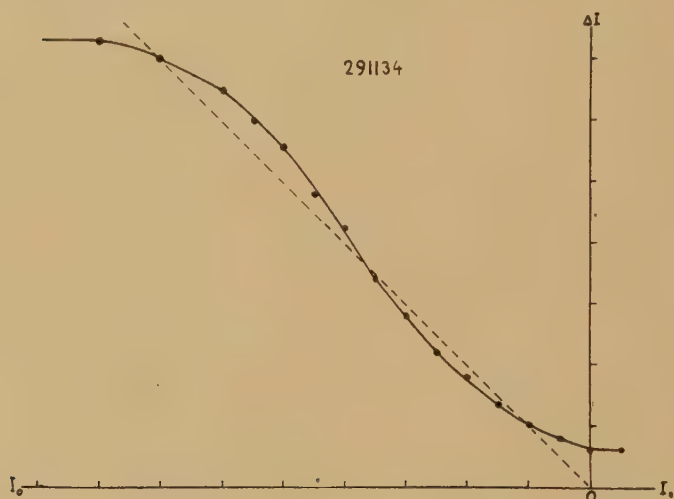


FIGURE 23.

Courbe avec « lacune » dans la réponse à l'ouverture, obtenue sur une préparation normale.

Le fait de constater une disparition puis une réapparition de la secousse d'ouverture avec l'élévation de l'intensité du courant dans le circuit paraît paradoxal, et on est tenté de chercher des explications plus ou moins compliquées, comme l'inversion des lois polaires — et par suite l'apparition de l'« inhibition » à l'électrode myoproximale pour une certaine intensité de courant.

En réalité ce phénomène ne demande pas d'explication spéciale. Nous observons dans tous les cas une courbe des seuils continue ; entre les deux « régions » de valeurs efficaces pour la stimulation d'ouverture, l'excitation ne disparaît

pas — elle peut être provoquée pour toutes les intensités intermédiaires de courant polarisant si l'on produit des variations d'intensité ΔI suffisamment grandes — autrement dit si l'on fait des stimulations par courant chevauchant. Ce qui crée en réalité le phénomène de la lacune c'est le mode d'excitation lui-même, qui ne permet pas d'augmenter la variation excitatrice au-delà de la valeur, juste suffisante pour annuler le courant initial.

La forme de la courbe des seuils qui correspond à la lacune dans les cas que nous avons examinés jusqu'ici est une forme banale, qu'on retrouve sur des préparations normales, non lésées. La seule différence entre les courbes normales typiques et les courbes qui correspondent à la lacune consiste en ce que ces dernières sont décalées plus vers la gauche (sur nos figures avec nos conventions de signe) que ne le sont les courbes que l'on trouve d'habitude. Notons qu'entre les courbes typiques normales et les courbes correspondant à la « lacune » on trouve des formes intermédiaires — des courbes plus ou moins décalées vers la gauche, des courbes qui « touchent presque » la bissectrice d'ouverture pour des valeurs de I_0 inférieures au seuil d'ouverture (v. fig. 22, exp. 09.11.34 B).

Le phénomène de lacune, en résumé, est déterminé par deux faits :

1) La « courbe des seuils » $\Delta I = f(I_0)$ a une forme en S, ce n'est pas une droite.

2) Lorsqu'on produit des stimulations d'ouverture avec des courants d'intensités croissantes, la valeur de la variation excitatrice est liée au courant initial par une relation simple (égalité des valeurs absolues) qui est imposée par le dispositif instrumental de la stimulation. Pour un courant polarisant I_0 donné on ne peut faire qu'une variation excitatrice qui l'annule, et pas autre chose. Etant donné la forme en S de la courbe des seuils, cette annulation pour certains courants initiaux ne sera pas suffisante pour donner l'excitation, ce qui créera la lacune. En excitant la préparation par des courants chevauchants on retrouve la courbe des seuils *continue*, et les stimuli efficaces pour des intensités de courant polarisant qui correspondent à la « lacune », courants polarisants dont l'annulation ne provoque pas la réponse du tissu.

PRÉPARATION SOUMISE A L'INFLUENCE DU KCL.

Sur les préparations que nous avons traitées par le KCl nous avons observé dans 4 cas des courbes des seuils présentant le phénomène de la lacune. Ici encore nous avons vérifié l'existence du phénomène par l'« encadrement » (production alternative des stimulations efficaces et inefficaces) en employant la méthode classique (fermeture, puis ouverture d'un interrupteur placé en série avec les électrodes excitatrices). Enfin une courbe des seuils présentant le phénomène de la lacune a été observée sur une préparation qui, après être rendue inexcitable par une immersion dans un mélange de KCl isotonique et de solution physiologique balancée, a repris son excitabilité après un séjour prolongé dans le liquide physiologique pur.

EXPÉRIENCE 16.10.35. — *Rana esculenta*. Sciatique gastrocnémien gauche, t° 19°5, montage B. Résistance R = 150.000 ohms. 6 volts environ par réducteur.

La préparation est mise, après la dissection, dans un mélange d'une partie de solution KCl isotonique, et 3 parties de liquide physiologique balancé de FULTON. Après 42 minutes de séjour dans cette solution, le nerf ne répond à aucune excitation. On

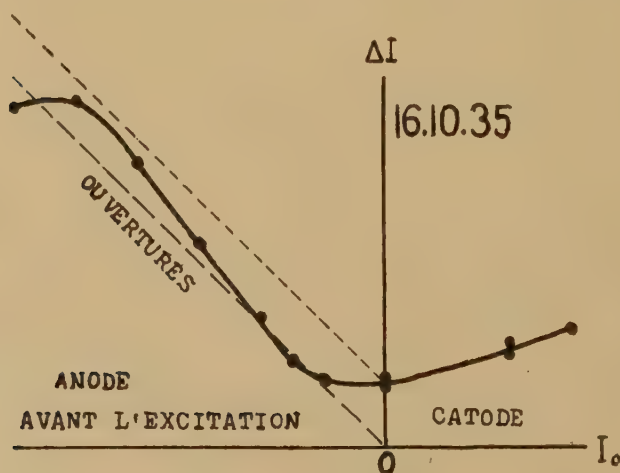


FIGURE 24.

Courbe des seuils obtenue sur une préparation soumise à l'influence du KCl (voir texte). La courbe montre l'existence de la lacune.

le remet pour 1 heure 15 minutes dans la solution physiologique balancée, après quoi les mesures sont faites. Nous ne donnons pas tous les détails de l'expérience (qui comporte « l'encadrement » de la remontée du seuil ΔI pour des petites valeurs positive de I_0).

La fig. 24 représente la courbe obtenue, les chiffres correspondants figurent dans le tableau ci-dessous.

Courant chevauchant et ouverture								Rhéobase	Courants en échelon	
I_0	60	50	40	30	20	15	10	0	20	30
ΔI	58	56	46	33	20 21	14	11	10 11 11 11 09	15 17	19

Au cours de l'expérience on essaye alternativement des stimulations correspondant à des intensités de 20 (réponse) et 30 (pas de réponse).

Avec la méthode classique (ouverture d'un interrupteur en série avec les électrodes) on trouve le seuil d'ouverture pour une intensité de valeur 11, et disparition des réponses à l'ouverture pour des intensités supérieures à 20 (ce qui est conforme aux données fournies par la « courbe des seuils »). On confirme par l'« encadrement » l'existence de la réponse à l'ouverture pour l'intensité 15 et son inexistence pour l'intensité 35.

*
**

P. GRÜTZNER a décrit en 1882 un phénomène, qui, selon toute vraisemblance, est le même que celui que nous venons d'étudier. En produisant une lésion près de l'électrode excitatrice, cet auteur a trouvé, en augmentant l'intensité du courant excitant, une « lacune » dans la réponse à l'ouverture de ce courant. La réponse à l'ouverture apparaît pour une certaine intensité, disparaît pour une intensité plus grande, et réapparaît pour une intensité encore plus grande. GRÜTZNER a donné une explication très ingénieuse du phénomène obser-

vé. Il admet que dans les cas où l'on a constaté « la lacune », il existe dans le nerf lésé un courant électrique « préexistant », dû au potentiel de démarcation. Ce courant s'ajoute algébriquement au courant stimulant, ce qui fait que la stimulation elle-même a un caractère différent, suivant les valeurs respectives du courant « préexistant » d'une part, et du courant stimulant d'autre part (nous examinerons ce cas plus loin). Lorsque le courant stimulant est égal en valeur absolue au courant « préexistant », il le compense, de sorte que lorsque le circuit d'excitation est fermé, aucun courant ne traverse le nerf. Lorsque le circuit est ouvert, la « compensation » disparaît, et le courant « préexistant » réapparaît brusquement. On a une stimulation de *fermeture qui peut être inefficace* (si le courant préexistant est inférieur au seuil de fermeture). Si on utilise pour la stimulation un courant moins intense, tel qu'il ne compense pas complètement le « courant préexistant », on aura une stimulation par augmentation d'intensité — stimulation qui est plus efficace — dit GRÜTZNER — que la stimulation de fermeture ; l'excitation pourra donc se produire dans ce cas.

Si, au contraire, on établit un courant qui surcompense le courant préexistant, la réapparition de ce dernier lors de l'ouverture coïncidera avec un « anélectrotonus disparaissant » (c'est en réalité le stimulus que nous appelons « courant chevauchant »). Or, *l'anélectrotonus laisse après sa disparition une excitabilité augmentée* — dit GRÜTZNER — et *l'établissement du courant « préexistant » pourra dans ce cas être efficace* (1), contrairement à ce qui avait lieu lorsque cet établissement n'était pas précédé d'un électrotonus.

On a donc finalement : réponse pour l'ouverture du courant inférieur au courant préexistant, absence de réponse à l'ouverture du courant excitant égal au courant préexistant, et de nouveau réponse lorsque le courant excitant est supérieur au courant préexistant.

(1) GRÜTZNER veut parler probablement des post-actions anélectrotoniques étudiées par plusieurs auteurs, phénomènes durables, qu'on observe pendant plusieurs minutes, après l'ouverture du courant. V. BIEDERMANN (1895) p. 571, PFLÜGER (1859), p. 320, GRUENHAGEN (1871), p. 548. Ces faits doivent être rapprochés du « décalage » des seuils (v. plus loin). Nous ne savons pas à quel moment à partir de l'interruption du courant cette action commence à se manifester. Si nous faisons, *en même temps*, disparaître l'« anélectrotonus » et apparaît le « catelectrotonus » à la même électrode (« courant chevauchant ») — l'augmentation d'excitabilité est loin d'être la règle générale ; elle coïncide avec l'« addition » (v. plus haut) et n'a lieu que pour certaines valeurs de courant initial I_0 , et sur certaines préparations (v. A. CHWEITZER et D. AUGER 1934 b et Ph. FABRE, 1936).

Ainsi, P. GRÜTZNER explique la lacune par une relation entre le courant polarisant initial et le seuil d'excitation ; or, cette relation, établie expérimentalement, est représentée par notre courbe des seuils, qui permet de situer la lacune d'une façon différente de celle de P. GRÜTZNER.

On peut montrer que dans certains cas où la « lacune » peut être produite, l'intensité du courant stimulant juste suffisante pour compenser le courant « préexistant » (artificiellement produit) correspond à un stimulus efficace, contrairement à ce que pensait GRÜTZNER (v. plus loin).

Stimulation d'ouverture superposée à une polarisation cathodique constante (courant constant, positif d'après nos conventions de signe).

Lorsqu'on parle de la « superposition » ou de « coexistence » de deux courants électriques dans le même circuit, il est bien entendu qu'en réalité il ne peut y avoir, à un

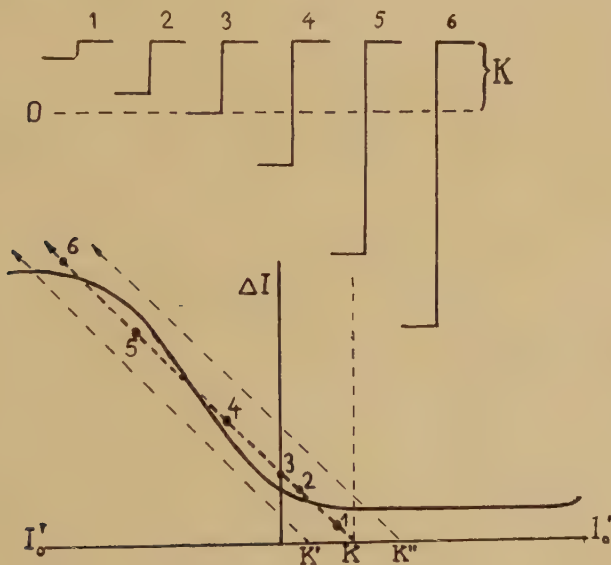


FIGURE 25.

La série des stimuli qui résultent de la combinaison d'un courant constant K , et de la stimulation d'ouverture, est représentée en haut. On voit que pour une certaine valeur de K on doit obtenir, avec la forme de la courbe des seuils représentés sur la figure, une « lacune » (P. GRÜTZNER) dans la réponse (stimuli 2, 3, 4 — efficaces ; stimulus 5 — inefficace et 6 — de nouveau efficace). Si le courant constant « ajouté » à la stimulation d'ouverture est trop petit (K') ou trop grand (K'') la lacune n'apparaît pas.

moment donné de l'expérience, en un point donné de la préparation, qu'un seul courant, qui est la somme algébrique des deux courants composants. Lorsqu'à la stimulation d'ouverture d'un certain courant polarisant I_0 on « superpose » un courant d'intensité K , de sens inverse à I_0 , et constant (c'est-à-dire qui est établi avant la stimulation, et qui ne varie pas au moment de la stimulation), on fait agir un stimulus qui n'est plus l'annulation du courant. Il est facile de voir qu'avant la stimulation l'intensité du courant résultant sera égale à la somme *algébrique* $I_0' = I_0 + K$, dont le signe dépendra des valeurs de I_0 et de K . Au moment où l'on produit l'annulation de I_0 , l'intensité est modifiée brusquement et passe de la valeur $I_0 + K$ à la valeur K (courant « superposé »), de sorte que l'excitation que l'on produit n'est pas en réalité l'excitation par annulation du courant. Lorsque l'on fait croître l'intensité du courant stimulant (I_0 , qui est annulé au moment de la stimulation) à partir de zéro, en gardant la même valeur pour K — on produit une série de stimuli analogues à ceux qui sont représentés sur la fig. 25.

Si on porte I_0' en abscisse et ΔI en ordonnée, on voit (fig. 25) que les stimuli correspondants à des valeurs croissantes de I_0 sont représentés par les points de la droite

$$I_0' + \Delta I - K = 0$$

parcourue de bas en haut dans le sens de la flèche (1).

Pour que la lacune ait lieu, cette droite doit couper en 3 points la « courbe des seuils ». Pour que ceci soit réalisé, la valeur K doit être comprise entre certaines limites. La fig. 25 représente des droites correspondant aux séries de stimuli pour trois intensités de « courant positif superposé » :

K' plus petite que K , et K'' plus grande que K . On voit que le phénomène de la lacune, produit par le courant constant superposé d'intensité K , n'a pas lieu pour K' et K'' .

En connaissant la forme de la courbe des seuils on peut dire s'il est possible de créer le phénomène de la lacune, et

(1) Si l'opérateur ignore la présence d'un courant constant K , il représentera ces stimuli comme des stimulations d'ouverture, et la stimulation qui est en réalité une stimulation « en échelon » avec $I_0 = K$ sera représentée comme stimulation de fermeture avec $I_0 = 0$. Alors toute la courbe des seuils se présentera à lui comme étant décalée vers la gauche d'une valeur égale à K . Or, c'est précisément ce que l'on observe dans toute une série de cas — en particulier dans le cas de « lacune », et c'est pourquoi l'hypothèse de GRÜTZNER en ce qui concerne le rôle du courant de lésion est tout à fait vraisemblable.

quelles doivent être les valeurs de K qui peuvent faire apparaître ce phénomène. Il est évident que dans tous les cas où le phénomène d'« addition » (v. plus haut, chapitre III) existe pour des petites valeurs absolues de I_0 , disparaît pour des valeurs plus grandes et réapparaît pour des valeurs encore plus grandes, le phénomène de la lacune pour la réponse à l'ouverture pourra être obtenu en superposant à l'excitation d'ouverture un courant constant (de sens positif *avec notre convention de signe*) égal au seuil de fermeture (1). Le fait de constater une « lacune » dans le cas que nous examinons est créé comme dans les autres cas, par le mode d'excitation lui-même : la valeur de la variation d'intensité excitatrice est *obligatoirement* (« instrumentalement » pourrait-on dire) déterminée pour chacune des valeurs du courant initial I_0 , et ne peut être augmentée si l'on opère par la méthode classique. Par contre, on trouve tous les seuils intermédiaires entre les deux régions de stimulations efficaces — en utilisant des ΔI suffisamment grands pour les I_0 correspondants.

Excitation par inversion de sens de courant

Lorsqu'on change le sens de courant, sans modifier son intensité, la relation qui existe entre la variation excitatrice et le courant initial s'exprime par l'équation $\Delta I = -2 I_0$.

En effet, le courant final doit être égal en valeur absolue, et de sens inverse au courant initial, on a donc :

$$I_0 + \Delta I = -I_0 \quad \text{d'où} \quad \Delta I = -2 I_0.$$

En augmentant l'intensité du courant dans le circuit pour ce mode de stimulation, on modifie à la fois le courant initial I_0 et la variation excitatrice ΔI . Les stimuli de différentes intensités correspondants à ce mode d'excitation seront disposés sur une droite faisant avec l'axe des abscisses un angle qui a pour tangente -2 et passant par l'origine des coordonnées. Ce mode d'augmentation d'intensité de stimulation peut être rapproché de celui qu'on utilise dans l'étude des courants alternatifs (v. fig. 21).

**

Nous voyons donc que l'accroissement de l'intensité du courant électrique dans le circuit s'exprime d'une façon tout

(1) Dans ce cas, contrairement à l'hypothèse de GRÜTZNER, le courant stimulant juste suffisant pour compenser le « courant préexistant » donnera une réponse, la lacune ayant lieu pour des intensités plus grandes.

à fait différente pour les différents modes d'excitation que l'on utilise. On peut imaginer toute une série de procédés instrumentaux pour lesquels l'accroissement de l'intensité du courant correspondra à des séries de stimuli, ordonnés suivant des principes différents. Nous examinerons encore un cas, qui peut présenter un certain intérêt.

La variation excitatrice d'intensité croît en même temps que le courant polarisant.

On peut imaginer une série de stimuli pour lesquels la variation excitatrice est toujours un multiple du courant polarisant initial, c'est-à-dire satisfait l'équation $\Delta I = a I_0$ où a est une constante positive. Cette équation correspond à une série de stimuli (« courants en échelon ») représentés par les points d'une droite formant avec l'axe des abscisses un angle ayant a pour tangente (voir fig. 26). Sur une préparation soumise à l'influence de la cocaïne, ou d'une substance qui agit

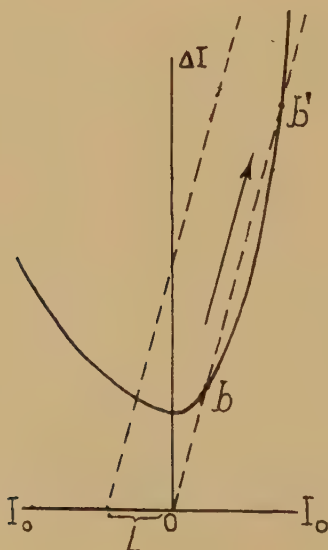


FIGURE 26.

Courbe « en U » (préparation cocaïnisée). Si l'on fait croître en même temps le courant polarisant et la variation excitatrice ΔI , la réponse devient inefficace à partir d'une certaine intensité (point b'). Cette disparition de la réponse peut être supprimée si on ajoute un « anélectrotonus » (courant polarisant — L).

d'une façon analogue, en donnant à la courbe des seuils une forme « en U » (voir fig. 18), la réponse du tissu peut apparaître pour une certaine intensité de stimulation et disparaître pour une intensité « plus élevée ». En effet la fig. 26 montre que la stimulation devient efficace pour la valeur représentée par le point b , et reste au-dessus de la « courbe des seuils » pour des valeurs situées entre b et b' . Mais en b' la droite représentant la série des stimuli passe sous la courbe des seuils, et la réponse disparaît. La stimulation est « trop forte » pour donner la réponse. Remarquons que si nous superposons à ce mode de stimulation un courant constant « négatif » (négatif d'après notre convention de signe, c'est-à-dire pour lequel l'électrode excitatrice est l'anode) d'intensité L , les stimuli sont modifiés dans ce sens qu'aux mêmes variations excitatrices ΔI correspond un courant initial plus petit (dans le sens algébrique, avec nos conventions de signe). La série des stimuli qui correspond à ce nouveau mode d'excitation sera représentée par une droite, parallèle à la droite précédente, et décalée vers la gauche d'une valeur égale à L (voir fig. 26). On voit que la valeur de l'intensité pour laquelle le stimulus devient inefficace peut être considérablement augmentée, et même on peut très bien imaginer que pour une certaine forme de la courbe $\Delta I = f(I_0)$ et pour une certaine valeur de L , cette disparition n'ait pas lieu du tout.

Lorsqu'on est en présence d'une « lacune » dans la réponse du tissu à un stimulus d'intensité croissante, ou d'une disparition de la réponse pour des fortes intensités, il faut bien préciser d'une part quelle est la forme de la courbe des seuils $\Delta I = f(I_0)$, et d'autre part comment se présente la série réelle des stimuli électriques d'intensité croissante (1) auxquels on soumet le tissu. Nous ne savons pas a priori quels peuvent être les déformations de la courbe des seuils obtenues sous l'effet de divers facteurs chimiques et physiques, et on peut s'attendre à toutes sortes de « surprises » dans ce domaine.

(1) Comme nous l'avons précisé au début, la définition d'un stimulus comprend non seulement la valeur de la variation excitatrice ΔI , mais aussi le courant I_0 parcourant la préparation avant la stimulation.

V.

Décalage des seuils d'excitation. Trois catégories de seuils d'ouverture (Cardot et Laugier, Bonnardel).

Lorsqu'on étudie l'excitation d'ouverture et le courant chevauchant, on se heurte à un phénomène qui peut fausser les mesures de seuil, et donner des résultats aberrants, si on ne prend pas de précautions appropriées.

Ce phénomène, étudié par H. CARDOT et H. LAUGIER, a reçu de ces auteurs le nom de *décalage de l'excitation d'ouverture* (v. H. CARDOT et H. LAUGIER (1920), H. LAUGIER (1921) p. 78).

On constate que, après avoir obtenu le seuil d'ouverture pour une certaine intensité de courant, on peut obtenir la réponse pour des intensités moindres. Si l'on répète l'excitation, le seuil peut baisser considérablement. D'après les chiffres donnés par H. LAUGIER, la valeur du seuil, après plusieurs excitations, peut devenir 10 et parfois même 20 fois plus petite qu'elle n'était au début. On dit alors que l'excitation d'ouverture est « décalée ». Ce décalage disparaît spontanément si on laisse la préparation reposer pendant quelques minutes (le temps nécessaire à cette réparation augmente avec le vieillissement de la préparation).

H. CARDOT et H. LAUGIER montrent qu'il faut distinguer deux genres de seuils d'ouverture : ouvertures à seuils élevés, sujets à décalage, et ouvertures à seuils bas qui ne se décalent pas ; ces derniers souvent sont « sensiblement au même niveau que le seuil de fermeture, parfois à un niveau inférieur » (1) et s'observent surtout sur des préparations très fraîches. D'après H. LAUGIER, la cause du phénomène de décalage serait la polarisation anodique résiduelle. Plusieurs faits plaident en faveur de cette hypothèse (voir H. LAUGIER, *Electrotonus* p. 102). Les courants à décroissance exponentielle, ne provoquant pas d'excitation, produisent néanmoins le décalage ; il se fait une propagation à distance le long du nerf du décalage d'ouverture, analogue à l'électrotonus extrapolaire ; le retour à zéro de la polarisation est très lent, comme la disparition du décalage ; enfin le décalage est pratiquement supprimé

(1) H. LAUGIER. — *L'électrotonus*, p. 91.

lorsque la préparation est plongée dans une solution physiologique qui permet l'établissement de nombreuses voies de dépolarisation.

Nous avons essayé de montrer, avec D. AUGER, comment l'hypothèse de H. LAUGIER pouvait rendre compte du fait que les seuils d'ouverture élevés sont généralement sujets à décalage, tandis que les seuils d'ouverture bas ne le sont pas (A. CHWEITZER et D. AUGER, 1934 c).

Admettons avec H. LAUGIER que le décalage est dû à une polarisation anodique résiduelle ; cette polarisation peut avoir pour effet l'apparition d'une force contre-électromotrice, qui persiste un certain temps après la disparition du courant qui l'a créée.

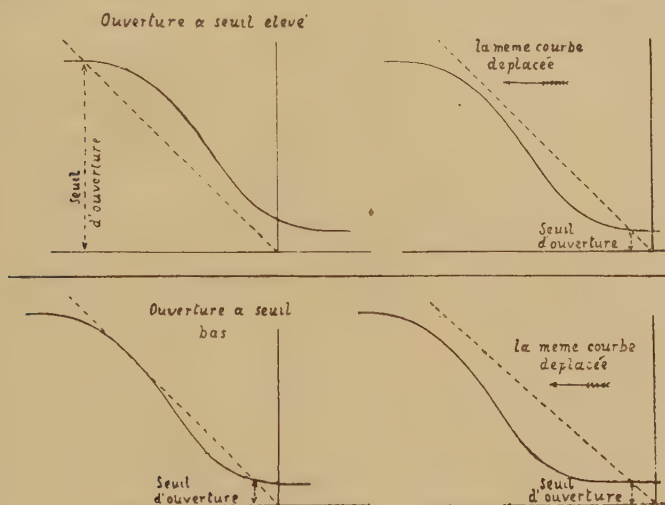


FIGURE 27.

« Décalage » des seuils d'ouverture. Le seuil d'ouverture est égal à l'ordonnée du point d'intersection de la courbe des seuils (trait plein) et de la bissectrice d'ouvertures (trait interrompu). La polarisation anodique résiduelle a pour effet une translation de la courbe dans le sens de la flèche. La forme de la courbe des seuils explique pourquoi les seuils d'ouverture primitivement élevés diminuent sous l'effet du « décalage », tandis que les seuils bas (voisins du seuil de fermeture) ne diminuent pas (fait signalé par H. CARDOT et H. LAUGIER).

Cette force contre-électromotrice s'ajoute algébriquement à la force électromotrice que nous établissons dans notre circuit ; par suite, pour la même différence de potentiel établi sur notre réducteur de potentiel, le courant initial I_0 sera infé-

rieur à ce qu'il devrait être en l'absence de cette force contre-électromotrice, ΔI restant le même. Nous sommes ramenés au cas que nous avons déjà examiné : c'est le cas de stimulation d'ouverture avec superposition d'un courant constant positif (avec notre convention de signe) (1). (On peut admettre, en première approximation, que ce courant est pratiquement constant pendant la stimulation). Il est facile de voir qu'en opérant dans ces conditions (et ne tenant pas compte, naturellement, du courant de dépolarisation fourni par le nerf) on doit obtenir une courbe des seuils $\Delta I = f(I_0)$ déplacée vers la gauche par rapport à ce qu'elle était sans cette polarisation anodique résiduelle. La figure 27 montre ce que doivent devenir les seuils d'ouverture quand la courbe est ainsi déplacée. Quand le seuil d'ouverture est élevé et se trouve à l'intersection de la bissectrice des ouvertures et de la partie relevée en S de la courbe des seuils, le déplacement de la courbe à gauche produit une diminution considérable de seuil — qui peut diminuer jusqu'à la valeur de l'ordonnée du « plateau ». D'après les données expérimentales relatives aux courbes des seuils que nous avons obtenues, le rapport du seuil d'ouverture à l'ordonnée du plateau peut atteindre 20, ce qui est conforme aux chiffres obtenus par H. LAUGIER. Une ouverture à seuil bas, voisin de celui de la fermeture, doit se trouver dans la région du plateau de la courbe des seuils, ou très près du plateau. (Le fait que le seuil d'ouverture et le seuil de fermeture sont voisins, suppose une courbe « plate » entre les deux). Dans ce cas le déplacement vers la gauche ne peut diminuer que très peu la valeur du seuil d'ouverture.

A l'appui de l'explication que nous proposons on peut citer un fait extrêmement curieux. Récemment R. BONNARDEL (1933) a trouvé qu'aux deux catégories des seuils d'ouverture décrites par H. LAUGIER, il fallait ajouter une troisième catégorie : ce sont les seuils d'ouverture, de valeur intermédiaire (valeurs comprises entre les valeurs élevées qui se décalent et les valeurs basses qui ne se décalent pas) *qui sont instables*. Pour expliquer l'existence de ces seuils il faut placer la courbe des seuils de façon à ce qu'elle occupe une position intermédiaire entre les positions des « courbes à seuil d'ouverture bas » et des « courbes à seuil d'ouverture

(1) On sait depuis longtemps qu'un nerf qui a été traversé par un courant pendant un certain temps, peut ensuite devenir « la source » en quelque sorte de courant de sens inverse : v. MATTEUCCI (1867), M. CREMER (1908), A. STROHL et DUBOST (1935).

élevé ». On a alors un seuil d'ouverture de valeur intermédiaire entre le plateau et le « seuil d'ouverture élevé » (v. fig. 28). Ce seuil d'ouverture doit forcément être instable : la courbe des seuils étant presque parallèle à la bissectrice des ouvertures à l'endroit où elle touche cette dernière — le « décalage » doit être très marqué même pour des faibles déplacements de la courbe des seuils vers la gauche. Si la

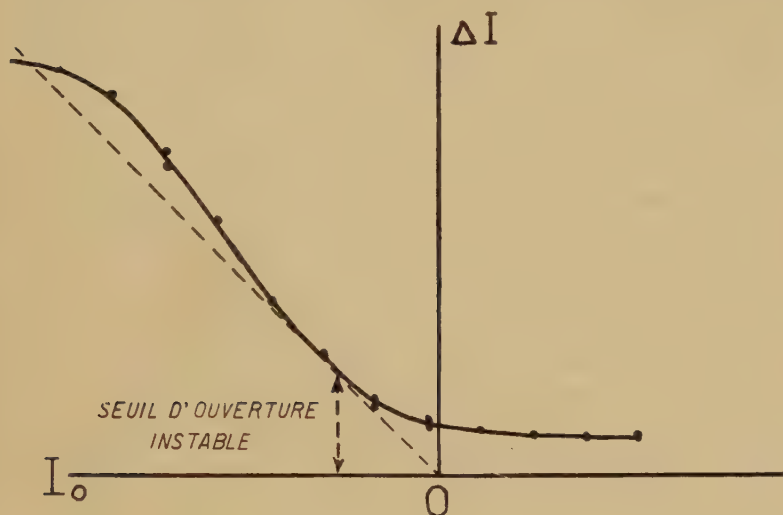


FIGURE 28.

Position de la courbe des seuils qui explique l'existence du seuil d'ouverture de valeur « intermédiaire » entre les seuils élevés et les seuils bas. Ce seuil intermédiaire est *instable* (R. BONNARDEL, 1933), ce qui s'explique par la forme de la courbe des seuils (voir détails dans le texte). (Figure schématique).

courbe des seuils est légèrement déplacée vers la droite (polarisation dans l'autre sens, par exemple à la suite des excitation de fermeture) le seuil d'ouverture passe d'une façon discontinue à une valeur beaucoup plus grande, correspondant au seuil d'ouverture élevé. En plus une préparation avec une courbe des seuils de cette forme doit présenter le phénomène de la « lacune » — l'excitation d'ouverture devient inefficace pour des intensités supérieures au seuil et réapparaît pour une intensité encore plus élevée, ce qui complète d'une façon « heureuse » l'aspect d'instabilité de ce seuil « intermédiaire ». Nous voyons donc que la forme de la courbe des seuils permet de rendre compte de l'existence des

trois genres de seuils d'ouvertures — qui se comportent différemment lorsque la préparation a été soumise au passage de courants intenses.

Si l'explication que nous donnons plus haut est exacte il s'ensuit que :

1) La polarisation consécutive à l'application de l'anode du courant constant doit « décaler » tous les seuils supérieurs au « plateau » — y compris le seuil de fermeture dans le cas où ce dernier est plus grand que l'ordonnée du « plateau » (v. fig. 29).

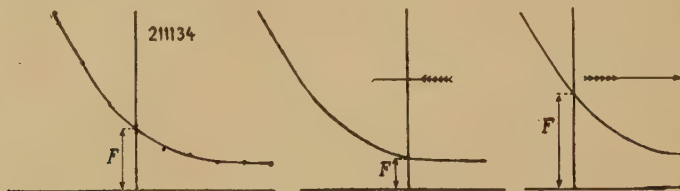


FIGURE 29. — La courbe représentée à gauche a été obtenue au cours de l'une de nos expériences. F correspond au seuil de fermeture. Les figures à droite représentent la même courbe, mais déplacée par rapport à l'axe des ordonnées dans le sens indiqué par la flèche. On voit que la valeur de F doit augmenter dans un cas, et diminuer dans l'autre.

Nous avons fait quelques expériences dans ce sens avec des résultats positifs. On fait passer par la préparation un courant intense et prolongé (10 fois la rhéobase pendant 30 ou 60 secondes) à établissement et rupture exponentiels. Cinq secondes après on cherche le seuil de fermeture pour le courant de sens inverse (pour que l'excitation se produise à l'électrode qui était l'anode pendant le passage du courant constant). Nous avons constaté dans ce cas une baisse nette du seuil — baisse qui persiste pendant quelques minutes, et disparaît ensuite — tout comme pour le décalage d'ouverture décrit par H. LAUGIER.

2) Inversement, il devrait apparaître, à la place de la cathode du courant constant interrompu, une polarisation qui élève tous les seuils (1). On fait passer un courant intense

(1) Sauf peut être les seuils d'ouverture, et d'ouverture incomplète. Nous n'avons pas étudié la forme de la courbe dans cette région, et ne pouvons faire aucune hypothèse là-dessus. On peut s'attendre par analogie à ce qu'a trouvé M. NIVET (1934) avec l'électrotonus à distance, à ce que la courbe des seuils passe par un maximum, et diminue ensuite lorsqu'on se déplace vers la gauche. Dans ce cas le passage de courant constant pourrait avoir comme conséquence une baisse de seuil d'ouverture indépendamment du sens du courant.

comme dans l'expérience précédente, et on recherche ensuite le seuil pour la fermeture du courant de même sens. Nous avons observé dans ces conditions une augmentation de seuil — augmentation qui disparaît après quelques minutes.

L'augmentation du seuil de fermeture, consécutive au passage de courant polarisant de même sens que le courant excitant, et, d'autre part, la diminution du seuil de fermeture pour le courant de direction inverse à celle qu'avait le courant polarisant, sont des faits classiques connus depuis VOLTA et MARIANINI et étudiés par ROSENTHAL (1).

Si l'hypothèse que nous proposons est vraie, le « décalage de l'excitation d'ouverture » et les « post-actions électrotoniques » provoquant la modification des seuils de fermeture ne présentent que deux aspects du même phénomène.

Les différences quantitatives entre le décalage de l'ouverture à seuil élevé d'une part et la diminution du seuil de fermeture, ainsi que du seuil d'ouverture bas (v. plus haut) d'autre part, s'expliquent par la forme de la courbe des seuils.

(1) V. BIEDERMANN, 1895, p. 571.

VI.

L' « accommodation normale » de A. V. Hill et les influences électrotoniques sur le nerf de grenouille. Point de vue « quantitatif » sur l'électrotonus ¹⁾. Le nerf peut avoir son propre « système de référence » différent du système « instrumental ».

Dans une publication récente (1935) A. V. HILL nous a fait l'honneur de reproduire notre schéma de la « courbe des seuils » (v. fig. 30) ainsi que les raisonnements par lesquels nous avons essayé, avec D. AUGER, de représenter l'excitation d'ouverture et de fermeture comme deux cas particuliers du même phénomène, et faisant partie d'une série continue de stimuli (v. A. CHWEITZER et D. AUGER, 1934 b, et A. CHWEITZER, 1935 a, p. 412-413).

A. V. HILL rappelle à cette occasion son mémoire de 1910, dans lequel il explique l'excitation d'ouverture et de fermeture par le même mécanisme physico-chimique. Précisons que dans ce travail il n'était pas question de schéma analogue au nôtre. Notre conception (dont le schéma en question est un « résumé géométrique ») ne dépend d'aucune théorie physico-chimique ou mathématique d'excitation. L'unité d'excitation représentée par ce schéma est basée simplement sur l'examen de l'ensemble des stimuli électriques efficaces, et sur l'existence des stimuli « intermédiaires » entre l'ouverture et la fermeture (A. CHWEITZER et D. AUGER 1933). Tout récemment, A. V. HILL (1936) a montré comment l'excitation d'ouverture pouvait être représentée du point de vue spécial de sa théorie d'excitation. Cette théorie donne un « modèle » des différents modes d'excitation, elle pourrait également représenter l'excitation par « courant chevau-chant ». A. V. HILL fait abstraction des modifications électrotoniques d'excitabilité et ne cherche pas à expliquer la forme de la courbe des seuils ; il remarque toutefois (1935 p. 143) que la courbe des seuils peut, dans certains cas (nerfs

(1) Quand il est question ici d'électrotonus, il s'agit de modifications d'excitabilité aux électrodes excitatrices, provoquées par le passage du courant constant. Le courant électrotonisant est le courant « initial ».

non myélinisés), ne pas couper la « bissectrice d'ouvertures », et dans ces cas l'excitation d'ouverture n'apparaît pour aucune intensité de courant (1). On ne peut naturellement faire aucune objection à cette remarque, car il n'y a aucune raison de postuler à priori une forme de la courbe plutôt qu'une autre, ni de supposer que l'excitation d'ouverture existe sur tous les tissus. Nous le précisons, car en citant notre mémoire (A. CHWEITZER, 1935 a) A. V. HILL (1935 p. 143) semble dire que d'après nos travaux l'excitation d'ouverture est une conséquence inévitable du phénomène d'accommodation. Mais nous ne l'avons jamais dit, il doit s'agir d'un malentendu, car en fait nous sommes tout à fait d'accord, sur ce point, avec cet éminent savant.

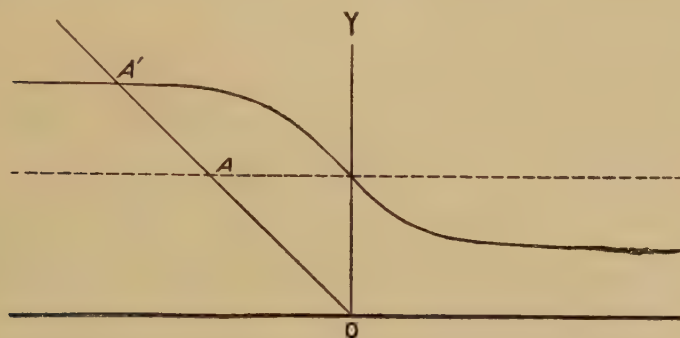


FIGURE 30.

Figure donnée par A. V. HILL (1935, p. 142) représentant notre schéma de la « courbe des seuils » avec le seuil d'ouverture (A') situé à l'intersection de la courbe des seuils et de la « bissectrice des ouvertures » (ici OAA') (A. CHWEITZER et D. AUGER, 1934 b, et A. CHWEITZER, 1935 a). En trait interrompu, A. V. HILL représente « l'accommodation normale ».

Dans sa récente théorie d'excitation (1935 et 1936) A. V. HILL suppose l'existence du phénomène d'« accommodation normale ». Si ce phénomène avait lieu, la variation d'intensité minimum (extra current for excitation) provoquant la réponse du tissu aurait une valeur constante et serait indépendante de la valeur du courant polarisant initial. En réalité, remarque A. V. HILL, cette condition n'est réalisée que dans certains cas, notamment pour des températures basses. En portant en abscisses le courant initial polarisant,

(1) Dans ces cas on aurait une préparation qui serait excitable par les « courants chevauchants » tout en n'étant pas excitable par l'annulation de courant.

et en ordonnée la variation d'intensité liminaire (que nous avons désignée par ΔI , que HILL désigne sur sa figure par Y) on devrait représenter l' « accommodation normale », si elle existait, par une ligne horizontale (sur la figure de A. V. HILL ligne en trait interrompu, v. fig. 30). Dans ce cas, quel que soit le « courant polarisant » traversant le nerf, il suffirait toujours d'une variation d'intensité de valeur égale au seuil de fermeture pour produire l'excitation. En réalité, étant donné les modifications électrotoniques d'excitabilité, on a pour le catélectrotonus (excitation par accroissement d'intensité, ou « courant en échelon ») un seuil qui est inférieur au seuil normal de fermeture, et pour l'anélectrotonus (excitation par « courant chevauchant », ouverture, etc.) un seuil supérieur au seuil de fermeture. La courbe qu'on doit obtenir — qui est la « courbe des seuils » expérimentale — est schématiquement représentée sur la figure de A. V. HILL par la courbe en trait plein (v. fig. 30).

La droite horizontale de l' « accommodation normale » sur ce schéma théorique ne se confond avec aucune partie de la courbe empirique, et a pour ordonnée le seuil de fermeture, ce qu'il est naturel d'admettre, si l'on considère que ce seuil de fermeture correspond en quelque sorte à un zéro « absolu » de courant polarisant, à l'état de repos du nerf, et représente la valeur du seuil d'excitation non influencé par des modifications électrotoniques d'excitabilité. Ces modifications électrotoniques sont, d'après A. V. HILL, un phénomène indépendant du phénomène d'accommodation — sous certaines influences (températures basses, potassium) on peut inverser ou supprimer les modifications électrotoniques d'excitabilité, l'accommodation ayant toujours lieu.

L'EXISTENCE DE L' « ACCOMMODATION NORMALE » SUR LE NERF DE GRENOUILLE.

L'examen des résultats expérimentaux montre que l' « accommodation normale » existe réellement sur des nerfs de grenouille. La courbe des seuils établie sur des sciatique-gastrocnémiens de Rana, non soumis à des influences telles que la cocaïne, le KCl, etc., comporte une région horizontale, que nous avons appelée « le plateau ». On peut dire que pour des intensités de courant initial (polarisant) comprises entre cer-

taines valeurs e et e' (v. fig. 31) le seuil d'excitation reste pratiquement le même et l'« accommodation normale » apparaît

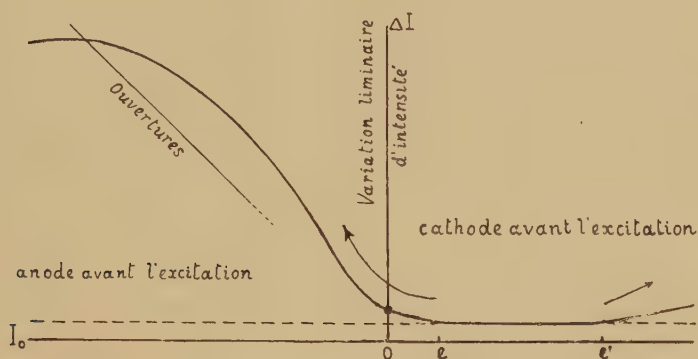


FIGURE 31.

Interpolation graphique d'une courbe expérimentale, sciatique-gastrocnémien de *Rana fusca*. Entre les points e et e' est situé le « plateau » pour lequel l'accommodation normale est réalisée.

d'une façon tout à fait concrète. Cette « accommodation normale » sur les courbes typiques n'a pas lieu pour l'excitation de fermeture ; elle se manifeste ordinairement pour des excitations par accroissement d'intensité (courants en échelon), pour des courants initiaux dont l'intensité dépasse une certaine valeur, que nous désignons par e .

« ACCOMMODATION NORMALE » POUR LE SEUIL DE FERMETURE.
CAS OU LA COURBE CONSERVE SA FORME GÉNÉRALE, MAIS LES EFFETS ÉLECTROTONIQUES SEMBLENT MODIFIÉS.

On peut, dans certaines conditions, obtenir des courbes qui présentent le phénomène d'« accommodation normale » pour le seuil de fermeture. Le catélectrotonus, dans ce cas, ne diminue pas le seuil (1). Peut-on parler ici de la disparition de l'effet catélectrotonique ? En soumettant le nerf à des bains

(1) Il semble, par contre, que le courant anélectrotonisant, s'il est assez intense, peut toujours augmenter le seuil. Ceci est vrai non seulement pour les cas que nous avons étudiés, mais aussi pour les expériences de W. EICHLER, faites avec des températures basses (v. W. EICHLER, 1933). La suppression ou l'inversion de l'effet anélectrotonique ont été observées pour des faibles valeurs du courant électrotonisant, des valeurs plus fortes donnant invariablement la remontée du seuil.

contenant une proportion de KCl supérieure à la normale, on peut obtenir parfois des courbes qui présentent ce phénomène. Trois courbes de ce genre sont représentées sur la fig. 33. Il y a « accommodation normale » pour le seuil de fermeture — le « plateau » passe par l'axe des ordonnées et le catélectrotonus ne diminue pas le seuil. Mais *la forme de la courbe est tout à fait analogue à la forme normale*. On peut dire que les effets électrotoniques ont exactement la même allure générale. Ce qui est changé, c'est la position de la courbe par rapport

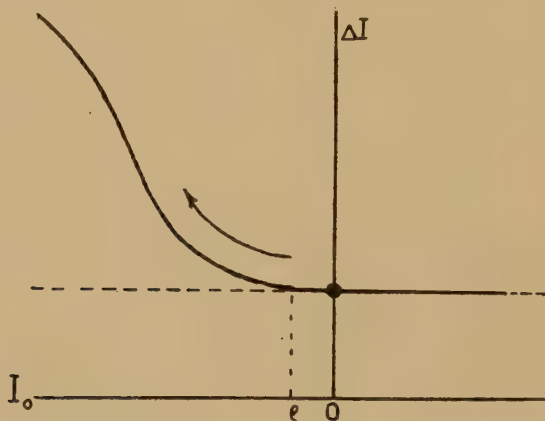


FIGURE 32.

Une préparation présentant « l'accommodation normale » pour le seuil de fermeture (interpolation graphique de la courbe expérimentale, ex. myodistale).

au zéro, ou, ce qui revient au même, du zéro par rapport à la courbe. La courbe est décalée vers la gauche (1) ; l'axe des ordonnées se trouve dans la région du « plateau » et en nous déplaçant à partir de cet axe vers la droite, nous n'observons aucun changement de seuil jusqu'au point où le seuil commence à augmenter.

Si nous prenons comme « zéro » non pas le zéro instrumental de notre circuit, mais un faible courant anélectrotonisant O' (l'axe des ordonnées correspondant est représenté en

(1) On aurait le même résultat en produisant un « catelectrotonus » (courant initial positif) constant à l'électrode excitatrice. Rappelons que L. WASSILIEW a noté toute une série d'analogies entre les effets du KCl et l'effet de la cathode du courant constant sur le nerf. Ceci a été confirmé par les travaux de ses élèves. (v. WASSILIEW, 1927 ; PETROV et LAPITZKY, 1926).

pointillé sur la fig. 33), de façon à ce que la courbe empirique soit placée « normalement » par rapport à ce nouveau zéro,

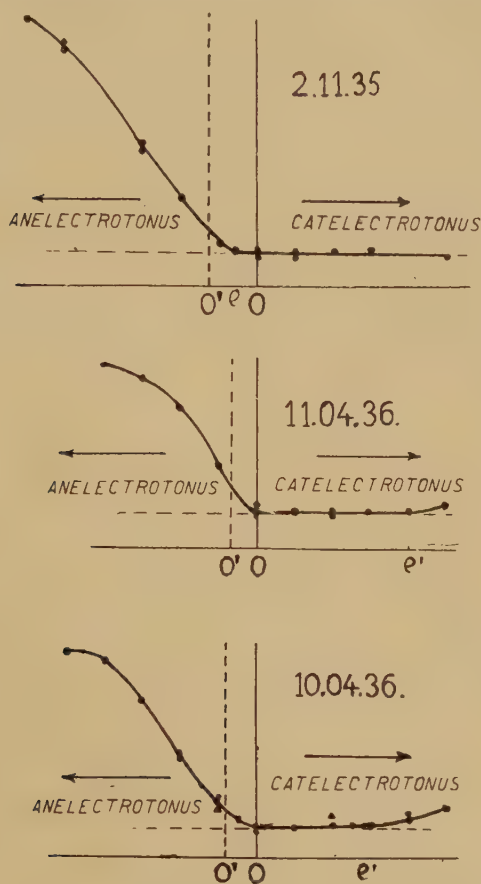


FIGURE 33.

Trois courbes des seuils obtenues sur des préparations soumises au KCl. Le catélectrotonus ne diminue pas le seuil d'excitation, mais les « modifications électrotoniques d'excitabilité » ont la même allure que sur une courbe normale. Si on prend pour « zéro » non le zéro instrumental (O) mais le zéro conventionnel O' , on retrouve la courbe typique, avec baisse de seuil sous l'effet du catélectrotonus, et augmentation sous l'effet de l'anélectrotonus.

nous retrouverons tous les effets électrotoniques typiques : — lorsqu'on se déplace vers la droite à partir de ce nouveau

« zéro » dans le sens du catélectrotonus croissant, on observe successivement une diminution du seuil (« augmentation cathodique d'excitabilité ») puis le « plateau » (« accommodation normale ») et enfin une remontée du seuil (« action dépressive de la cathode »).

Dans les cas analogues à celui que nous venons d'examiner tout se passe comme si le « zéro » de notre circuit avait pour le nerf soumis au KCl une signification différente de celle qu'il a pour le nerf normal ; un faible anélectrotonus équivaut, pour le nerf qui a été soumis au KCl, à l'absence d'électrotonus pour le nerf normal (1). Ceci n'a rien d'étonnant ; on ne peut attribuer au zéro instrumental (zéro de différence de potentiel *appliquée de l'extérieur au nerf*) une signification indépendante des conditions de l'expérience, et du traitement subi par le nerf.

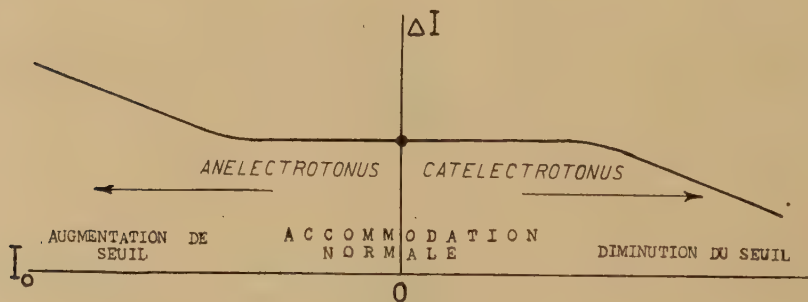


FIGURE 34.

Ainsi on peut supposer, avec P. GRÜTZNER, que le courant dû au potentiel de démarcation intervient dans certains cas en ajoutant son effet à celui du courant que nous pensons établir ; dans ces cas le zéro instrumental de notre circuit correspondra en réalité à un « courant polarisant » dont l'opérateur ignore la valeur.

Rappelons que la « polarisation négative » du nerf à partir de zéro par le courant excitant peut être en réalité une « dépolarisation » qui s'exerce sur un tissu préalablement polarisé positivement (R. S. LILLIES).

(1) L. WASSILIEW et ses élèves ont montré dans une série de recherches que les effets paralytiques du KCl pouvaient être contrebalancés par l'action de l'anode du courant constant (v. L. WASSILIEW, 1925).

« Au point où se produit effectivement l'excitation, le courant électrique, à mesure qu'il passe, accumule une charge négative qu'on a pu quantitativement, et en prenant l'état normal du nerf pour zéro, traiter comme une polarisation, mais qui qualitativement, et en tenant compte de la polarisation positive préalable, va dans le sens d'une dépolarisation ». (L. LAPICQUE, 1930).

Les considérations exposées plus haut sont importantes pour le problème examiné dans ce chapitre. Si l'on admet avec A. V. HILL que les modifications électrotoniques d'excitabilité constituent un phénomène surajouté à l'« accommodation normale », il n'est pas indispensable de considérer que cette « accommodation normale » a lieu pour le seuil de fermeture.

Si on observait des phénomènes comme ceux qui sont représentés par la courbe de la fig. 34, l'« accommodation normale » étant située entre l'augmentation de seuil anélectrotonique et la diminution de seuil catélectrotonique, on serait tout naturellement amené à l'hypothèse de A. V. HILL. Mais jusqu'à présent nous n'avons pas vu de courbes de ce type. Or, l'« accommodation normale » n'est pas une pure abstraction (1) — nous avons vu que les variations du courant polarisant n'ont pas d'effet appréciable sur la valeur du seuil au « plateau ».

Il est naturel d'admettre que l'« accommodation normale » correspond au « plateau » dans tous les cas (ligne horizontale interrompue sur les figures 31, 32 et 33) et non seulement dans ceux où le plateau a pour ordonnée le seuil de fermeture.

(1) L'existence réelle de cette accommodation devrait permettre de dissocier le phénomène d'accommodation et les modifications électrotoniques du seuil, si l'on admet que ces deux phénomènes sont, conformément à l'idée de A. V. HILL, indépendants. Il faut pour cela faire des mesures dans la région du plateau, c'est-à-dire en établissant aux électrodes excitatrices un courant constant suffisant pour que les « variations électrotoniques d'excitabilité » n'interviennent plus (v. A. CHWEITZER, 1936).

D'après les données que nous avons, il y a tout avantage à faire des mesures sur des préparations normales, ou, peut être, soumises à une immersion prolongée dans le liquide physiologique balancé, en établissant un faible « catélectrotonus ». Les moyens tels que le KCl (v. A. CHWEITZER, 1935 c et D. Y. SOLANDT, 1936), les lésions, le froid (W. EICHLER), qui permettent parfois d'avoir « l'accommodation normale » pour le seuil de fermeture, sont moins sûrs, car on observe fréquemment sous leurs influences des déformations de la forme de la courbe, et la réduction de la longueur du « plateau ».

LE « SYSTÈME DE COORDONNÉES » CONFORME A L'ÉTAT
ÉLECTROTONIQUE DU NERF.

Nous avons vu des cas où la courbe des seuils (qui représente les « modifications électrotoniques d'excitabilité ») a une forme tout à fait typique pour la préparation normale, et cependant le « catélectrotonus » ne diminue pas le seuil, tandis que l'anélectrotonus faible peut ne pas l'augmenter.

Cette contradiction apparente s'explique, comme nous l'avons vu, par le fait que la *position de la courbe des seuils par rapport au zéro* est différente de celle qu'on observe sur la préparation normale typique. Si l'on veut définir le « zéro » d'électrotonus non pas d'après la différence de potentiel de notre circuit, mais d'après sa signification « électrotonique » pour le tissu, on est amené à considérer que le « zéro » instrumental correspond à un courant initial tantôt nul, tantôt ayant une certaine valeur différente de zéro.

Le nerf semble avoir, en quelque sorte, son « système de coordonnées » pour l'électrotonus, système qui peut être différent du nôtre ; on peut essayer de rapporter les résultats des mesures, dans certains cas, à ce « système de coordonnées » du nerf. Dans les cas où la forme générale de la courbe des seuils reste la même, on peut établir un « zéro » conventionnel qui serait situé toujours de la même façon par rapport à la courbe des seuils.

La principale objection que l'on peut faire à la possibilité d'établir un « système de coordonnées physiologique », c'est la variabilité des « courbes des seuils » au point de vue quantitatif. L'aspect général (montée en S, « plateau ») des courbes des seuils est le même pour toutes les préparations saines, mais les différentes courbes ne sont pas identiques au point de vue quantitatif, de sorte qu'actuellement nous pouvons parler d'un système de coordonnées « physiologique » comme d'un problème à résoudre plutôt que comme d'une possibilité pratique immédiate.

D'une façon ou d'une autre, on sera probablement obligé, pour définir le système de coordonnées « physiologique », de faire intervenir la valeur de l'ordonnée du plateau — le seuil *minimum* ΔI (1). Suivant la suggestion de L. LAPICQUE, nous

(1) On peut essayer, par exemple, de prendre comme zéro conventionnel le courant initial qui correspond au seuil ΔI qui est un multiple fixe de l'ordonnée du « plateau ».

nous permettons d'introduire une appellation nouvelle pour cette valeur : nous proposons de l'appeler « l'électrobase ».

« L'électrobase » sera donc le seuil ΔI minimum, correspondant au « plateau » de la courbe des seuils. C'est pour l'électrobase que l'accommodation normale a lieu ; aussi bien dans le cas où l'électrobase coïncide avec le seuil de fermeture, que pour le cas où elle lui est inférieure.

CAS OU LA FORME DE LA « COURBE DES SEUILS » EST MODIFIÉE.

Nous avons vu des cas où la forme de la « courbe des seuils » est complètement modifiée — on ne peut pas alors dire que la modification des effets électrotoniques s'exprime simplement par une translation horizontale de la courbe des seuils (changement du « zéro », addition d'un courant « électrotonisant » constant). Dans ces cas (CaCl_2 , cocaïne, parfois KCl), le « plateau » n'existe pas, ou bien est très réduit. Entre ce cas et le cas de « translation », il existe des intermédiaires. Lorsque on a affaire à une courbe déformée, il est évidemment impossible d'établir un « système de coordonnées » physiologique qui permettrait de ramener ces cas au cas normal typique.

LA POSITION DE L'« ACCOMMODATION NORMALE » SUR LA COURBE DES SEUILS.

Dans tous les cas où l'« accommodation normale » existe, qu'elle se fasse pour l'excitation de fermeture ou non, elle doit nécessairement avoir l'aspect d'un « plateau ». Or, ce plateau, d'après les expériences que nous connaissons, correspond au minimum de seuil. L'accommodation normale correspond à un seuil qui ne peut être diminué par aucune influence électrotonique — l'électrotonus ne peut que l'augmenter.

On peut se demander s'il n'existe pas un autre « plateau », dans la région « anélectrotonique » de la courbe (« ouvertures incomplètes »). Malheureusement nous n'avons pas de données expérimentales sur ce point. Les auteurs qui ont étudié la courbe des seuils — W. EICHLER, D. AUGER et nous, J. COLLE, n'ont pas utilisé des courants initiaux suffisamment intenses pour permettre d'en tirer des conclusions à ce

sujet. O. NASSE (1870) a étudié les « ouvertures incomplètes » mais il ne donne ni les chiffres, ni les courbes correspondantes.

Il semble d'après *quelques* expériences que nous avons faites, que pour l'anélectrotonus assez intense, le seuil passe par un *maximum* et diminue ensuite. Pour l'anélectrotonus à distance, le même phénomène a été observé par M. NIVET (1934). Nous ne savons pas si ce maximum a la forme d'un « plateau ». Dans quelques expériences, il semble qu'il s'agisse d'un maximum accusé, mais nous ne voulons rien affirmer à ce sujet.

VII.

Les données expérimentales et les hypothèses possibles sur les lois polaires d'excitation électrique.

Dans tout ce qui précède, on a supposé que les lois polaires de PFLÜGER étaient exactes. Il faut voir dans quelle mesure les résultats auxquels nous sommes arrivés dépendent de cette supposition.

INVERSION COMPLÈTE DES LOIS POLAIRES D'EXCITATION.

Supposons que les lois polaires soient en réalité exactement l'inverse de ce que supposait PFLÜGER ; avec le montage classique « tout en série » on aurait, dans ce cas, l'excitation à l'anode pour l'établissement du courant, et à la cathode pour l'annulation. C'est non la « négativation » qui serait alors le phénomène exciteur, mais la « positivation » dans tous les cas. Il suffirait de remplacer le signe $+$ par le signe $-$ et réciproquement sur les figures et dans le texte, pour mettre tous nos résultats d'accord avec les faits, en gardant tout le reste du texte intact. Les chapitres sur l'intensité de stimulation, sur le décalage, sur l'accommodation normale, garderaient leur signification.

D'après les deux hypothèses, le phénomène exciteur est une variation d'intensité qui a toujours le même sens : il y a négativation pour l'ouverture et pour la fermeture d'après la première hypothèse ; il y a positivation pour l'ouverture et pour la fermeture d'après la seconde.

La forme de la courbe $\Delta I = f(I_0)$ ne nous donne pas de renseignements qui seraient en faveur de l'hypothèse de « négativation », plutôt qu'en faveur de l'hypothèse de « positivation ».

EXCITATION MIXTE.

Seconde supposition possible : la courbe $\Delta I = f(I_0)$ située du même côté de l'axe des abscisses (ce qui correspond à la variation ΔI se faisant dans le même sens) n'est pas une représentation fidèle des faits — certaines excitations limi-

naires sont dûes à la « négativation » ; d'autres à la « positivation » — suivant les différents I_0 .

Avec la technique que nous avons utilisée, les excitations auront lieu en réalité à des électrodes différentes et devraient être représentées par des portions de courbe situées des deux côtés de l'axe des abscisses et non reliées entre elles. Les seuils obtenus par ces excitations différentes, pour donner une courbe ayant la forme de celles que nous avons obtenues, doivent avoir des valeurs numériques telles qu'elles puissent être rangées en une courbe « apparente » continue. Dans ce cas, l'explication de la « lacune » de P. GRÜTZNER et des différences quantitatives dans le « décalage » donnée plus haut reste valable. Il suffit pour le voir de tenir compte du fait que les modifications d'intensité qui ont lieu sur les deux électrodes ont la même valeur, mais ont un signe différent par rapport à chacune des électrodes, et seront donc représentées sur le schéma de la « courbe de seuils » par deux points symétriques par rapport à l'origine des coordonnées. Un courant constant superposé ou produit par une polarisation résiduelle est également de signe différent par rapport aux deux électrodes.

Si on modifie le caractère d'une stimulation en ajoutant une polarisation constante, les phénomènes électriques correspondant aux stimulations aux deux électrodes seront toujours représentés par deux points symétriques par rapport à l'origine des coordonnées, les deux stimulations ne différant que par les signes de I_0 et de ΔI . On voit que, quelles que soient les lois polaires réelles, une « polarisation » constante surajoutée déplace la courbe des seuils « apparente » (construite en admettant que ΔI a toujours le même signe pour l'électrode excitatrice) toute entière dans un sens déterminé.

La forme en S de la courbe $\Delta I = f(I_0)$ peut expliquer la « lacune » de P. GRÜTZNER et le « décalage » quelles que soient les lois polaires réelles.

LOIS POLAIRES MIXTES AVEC CONTINUITÉ RÉELLE DE LA « COURBE DES SEUILS ». POSSIBILITÉ DE L'EXISTENCE, DANS CE CAS, D'UNE ACTIVITÉ RYTHMIQUE DU TISSU.

Une autre supposition est à priori possible ; on peut envisager la possibilité d'excitation par positivation dans un cas, par négativation dans l'autre cas.

Supposons par exemple que l'excitation de fermeture se fasse (en employant la terminologie classique) à la cathode (« négativation »), tandis que l'excitation d'ouverture se fait à la cathode également (comme c'est le catélectrotonus qui disparaît, ceci correspond à une « positivation »). Deux stimulations liminaires correspondantes sont représentées schématiquement sur la figure 35 (Fc : fermeture à la cathode, Oc : ouverture à la cathode).

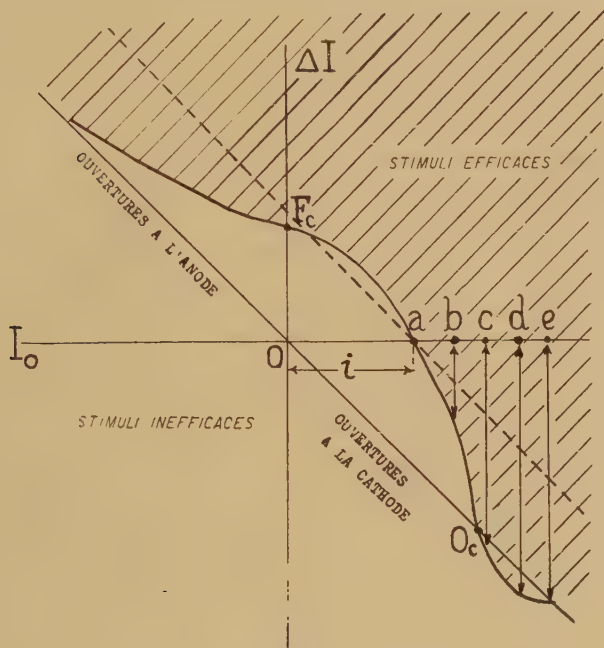


FIGURE 35.

Les lois « mixtes » d'excitation (l'excitation de fermeture (Fc) et d'ouverture (Oc) ayant lieu à la cathode) peuvent coïncider avec la continuité réelle de la courbe des seuils ; mais ceci suppose que pour certaines valeurs de courant initial (points a, b, c, d, etc.), la variation d'intensité nulle est, suivant le courant polarisant, égale ou supérieure au seuil d'excitation. Dans ce cas un courant polarisant supérieur à i doit créer dans la préparation un état d'excitation continue.

Peut-on passer d'une façon continue de l'une à l'autre par une série d'intermédiaires ? Quels phénomènes physiologiques pourraient correspondre à ce passage continu ? Il est possible de tracer une courbe continue comme celle qui est représentée sur la fig. 35. Cette courbe, pour réunir les points Fc et Oc, doit couper l'axe des abscisses. Autrement dit, pour

un certain courant polarisant i le ΔI liminaire est égal à zéro — la préparation est « stimulée » continuellement sans aucune variation d'intensité extérieure supplémentaire.

Le phénomène qui correspondrait à cet état de choses pourrait être un tétanos, une activité rythmique, dont la fréquence serait déterminée par la valeur de la période réfractaire du tissu. Pour les points a, b, c , etc., (v. fig. 35) la variation ΔI nulle est toujours efficace, mais tandis que pour le point a cette variation nulle correspond à la stimulation juste liminaire (le point a se trouvant sur la courbe des seuils), pour les points b, c, d, e , elle est supérieure au seuil. La fig. 35 représente le cas où pour des courants polarisants I_0 d'intensité croissante, la variation d'intensité ΔI nulle peut correspondre à des intensités de stimulation croissantes. Si la fréquence de la réponse rythmique est déterminée par la phase réfractaire, l'augmentation du courant polarisant I_0 peut entraîner l'augmentation de la fréquence de la réponse rythmique (v. ADRIAN 1928, p. 63).

La fig. 35 est purement théorique ; elle montre que le passage continu entre le seuil de fermeture à la cathode et le seuil d'ouverture à la cathode (si un pareil cas pouvait avoir lieu) suppose l'existence d'un point, ou d'un ensemble de points pour lesquels $\Delta I = 0$. On peut faire un raisonnement analogue pour les deux excitations apparaissant à l'anode. En réalité, si un tissu avait des propriétés correspondant à la fig. 35, avec la réponse rythmique pour $\Delta I = 0$, nous ne pourrions pas dans le cas général établir la courbe représentée sans avoir recours à d'autres méthodes que celles que nous avons employées.

En produisant une variation ΔI à partir d'un courant initial I_0 , on établit un nouveau courant d'intensité $I_0 + \Delta I$. Si ce courant $I_0 + \Delta I$ est supérieur à i , la réponse rythmique doit apparaître. Donc, pour toutes les stimulations pour lesquelles $I_0 + \Delta I \geq i$ on aura la réponse rythmique. Les stimuli correspondant au courant final $I_0 + \Delta I = i$ sont représentés par la droite inclinée à 45° (parallèle à la « bissectrice d'ouvertures ») coupant sur les axes de coordonnées des portions de valeur i . Si la courbe des seuils pour la réponse unique passe au-dessous de la droite $I_0 + \Delta I = i$, on peut la mesurer. Autrement, la réponse unique sera masquée par la réponse rythmique du tissu.

RÉSUMÉ.

On distingue, en électrophysiologie classique, l'excitation de fermeture produite par l'établissement d'un courant électrique, et l'excitation d'ouverture apparaissant au moment de l'annulation du courant. Il faut ajouter à ces deux modes d'excitation les stimulations par accroissement et par diminution d'intensité, beaucoup moins étudiées. D'après les lois polaires de PFLÜGER, l'excitation de fermeture naît à la cathode, tandis que l'excitation d'ouverture apparaît à l'anode ; le phénomène électrique provoquant la réponse est donc le même dans les deux cas — c'est une modification d'intensité de courant, qui se fait de façon à diminuer le potentiel de l'électrode excitatrice par rapport à celui de l'autre électrode. Nous montrons qu'entre les seuils de fermeture et d'ouverture existe une série d'intermédiaires — constituée par des excitations en « courant chevauchant » — qui sont caractérisés non seulement par un changement d'intensité de courant, mais aussi par un changement de son sens au moment de l'excitation (v. fig. 2). Les stimuli électriques par variation brusque de courant ne diffèrent que quantitativement et forment une série continue. Nous sommes conduits ainsi à une conception unifiée de l'excitation, conception indépendante de toute théorie physico-chimique ou mathématique d'excitabilité. Les stimuli électriques peuvent différer par l'intensité et la direction du courant initial I_0 qui parcourt le nerf avant l'excitation, et par la valeur de la variation excitatrice ΔI provoquant la réponse. Entre I_0 et ΔI liminaire existe une relation déterminée. En portant en abscisse I_0 et en ordonnée ΔI juste suffisant pour donner le seuil, on obtient une « courbe des seuils » (v. fig. 3) dont les différentes régions représentent les différents modes de stimulation (A. CHWEITZER et D. AUGER 1934 b). Nous avons étudié la forme de la « courbe des seuils » pour la prépara-

tion classique de sciatique gastrocnémien de *Rana*, ainsi que les modifications de la forme de cette courbe sous l'influence de la cocaïne, du KCl et du CaCl_2 (chapitre III). La forme de la « courbe des seuils » explique le phénomène de disparition de la réponse à l'ouverture pour des intensités supérieures au seuil, et de sa réapparition pour des intensités encore plus grandes en courant ascendant (lacune de GRÜTZNER). L'existence de la lacune de GRÜTZNER se rattache à la question de l'intensité pour les différents modes de stimulation — question que nous examinons dans le chapitre IV.

La forme de la courbe des seuils explique également l'existence de trois catégories de seuils d'ouverture (H. CARDOT et H. LAUGIER (1920) et R. BONNARDEL (1933)) et l'effet différent exercé sur ces trois catégories par la répétition de l'excitation (« décalage de l'excitation d'ouverture » de CARDOT et LAUGIER — chapitre V).

Dans le chapitre VI, nous examinons les observations faites par A. V. HILL (1935) au sujet de notre schéma de la « courbe des seuils », et nous montrons que l'« accommodation normale », envisagée par cet auteur d'une façon abstraite, existe réellement sur le nerf de grenouille dans les conditions normales. Si l'on considère les excitations par accroissement d'intensité à partir d'un courant polarisant, dont les valeurs sont comprises entre des limites déterminées (entre e et e' v. fig. 31), on constate que les variations de la valeur du courant polarisant n'ont pas d'influence sur la valeur liminaire de la variation excitatrice — ce qui est la définition même de l'« accommodation normale », le seuil, dans ces conditions, étant minimum et représentant ce que nous proposons d'appeler une « électrobase ».

Certains cas de suppression des actions polaires (le catélectrotonus n'abaissant pas le seuil) s'expliquent par le fait que dans ces cas le « zéro instrumental » du circuit d'excitation ne correspond pas au même électrotonus physiologique que pour le nerf normal. On peut ramener ces cas au cas normal typique, en employant un système de coordonnées « physiologique » dans lequel le « zéro » est défini non par le circuit d'excitation, mais par la courbe des seuils elle-même (v. fig. 33). Il y a cependant des cas (cocaïne, parfois KCl et lésion) où ce système de coordonnées « physiologique » ne peut être établi.

Dans le chapitre VII, nous montrons que certains des résultats auxquels nous arrivons sont indépendants des lois polaires d'excitation et peuvent être mis en accord avec des lois polaires d'excitation autres que celles de PFLÜGER.

BIBLIOGRAPHIE.

- ADRIAN (E. D.). — The Basis of sensation. Christophers, Londres, 1928.
- ADRIAN (E. D.). — The mechanism of nervous action. Humphrey Milford, Londres, 1932.
- AUGER (D.) voir A. CHWEITZER.
- BIEDERMANN. — Elektrophysiologie. Jena, ed. Fischer, 1895.
- BISHOP (G. H.). — The effect of nerve reactance on the threshold of nerve during galvanic current flow. *Am. Journ. of Phys.*, 1928, **85**, p. 417-431.
- BLAIR (H. A.). — On the intensity-time relation for stimulation by electric currents. *Journ. of gen. phys.*, 1932, **15**, p. 709-729.
- BONNARDEL (R.). — Action comparée de l'électrotonus sur les seuils des excitations de fermeture et d'ouverture. *C. R. Soc. Biol.*, 1933, **113**, p. 1055.
- BONNARDEL (R.). — Nouvel essai d'expression mathématique des lois d'excitation par courants rectangulaires. *C. R. Soc. Biol.*, 1934, **116**, p. 485.
- BONNARDEL (R.). — Contribution expérimentale à l'étude de l'excitabilité. Nouvel essai de traduction mathématique des faits. Publ. du « Travail Humain », Conservatoire National des Arts et Métiers, 1934.
- BROEMSER (Ph.). — Nervenleitungsgeschwindigkeit, Ermüdbarkeit und elektrotonische Erregbarkeitsänderungen des Nerven. Theorien der Nervenleitung. *Bethe's Handbuch d. norm. u. pathol. Physiol.*, 1929, **9**, p. 212.
- CARDOT (H.). — Les actions polaires dans l'excitation galvanique du nerf moteur et du muscle, Thèse de sciences. Masson et Cie, Paris, 1912.
- CARDOT (H.) et LAUGIER (H.). — Relation entre l'intensité liminaire et la durée du passage du courant pour l'obtention de la secousse d'ouverture. *Journal de Phys. et Path. gén.*, 1912 a, **14**, 2, p. 263 et *C. R. Soc. Biol.*, 1912 a, **72**, p. 230.
- CARDOT (H.) et LAUGIER (H.). — Loi polaire normale et inversion. *J. Physiol. Path. Gén.* 1912 b, **14**, p. 932.

- CARDOT (H.) et LAUGIER (H.). — Lois d'excitation d'ouverture sur différents tissus. *C. R. Soc. Biol.*, 1913, **74**, p. 1000.
- CARDOT (H.) et LAUGIER (H.). — Variation des paramètres caractéristiques de l'excitabilité des nerfs sous l'influence de l'électrotonus. *C. R. Soc. Biol.*, 1914, **76**, p. 249.
- CARDOT (H.) et LAUGIER (H.). — Excitation des nerfs par ouverture de courant galvanique, décalage du seuil d'ouverture, sous l'influence de passage des courants extérieurs. *C. R. Soc. Biol.*, 1920, **83**, p. 26.
- CHWEITZER (A.) et AUGER (D.). — Contribution à l'étude de l'excitabilité nerveuse. Excitation par courant électrique chevauchant autour du zéro. *C. R. Soc. Biol.*, 1933, **112**, p. 158.
- CHWEITZER (A.) et AUGER (D.). — La courbe de variation des intensités en fonction du temps pour diverses modalités d'excitation (type en escalier, type chevauchant). *C. R. Soc. Biol.*, 1934 a, **116**, p. 494.
- CHWEITZER (A.) et AUGER (D.). — Rapport des variations de courant excitatrices avec le courant initial, dans la stimulation nerveuse. *C. R. Soc. Biol.*, 1934 b, **116**, p. 595.
- CHWEITZER (A.) et AUGER (D.). — Interprétation de quelques particularités des seuils d'ouverture au moyen de la loi qui relie la variation de courant excitatrice à l'intensité initiale. *C. R. Soc. Biol.*, 1934 c, **117**, p. 650.
- CHWEITZER (A.) et AUGER (D.). — Réponses multiples chez les characées, obtenues au moyen de l'excitation par courant chevauchant. *C. R. Soc. Biol.*, 1935, **119**, p. 1358.
- CHWEITZER (A.). — Recherches sur les lois de la stimulation électrique des nerfs, envisagée comme une variation d'intensité de sens constant. *Arch. Intern. de Physiol.*, 1935 a, **40**, p. 398.
- CHWEITZER (A.). — Influence de la cocaïne sur les seuils d'excitation électrique des nerfs. *C. R. Soc. Biol.*, 1935 b, **119**, p. 1098.
- CHWEITZER (A.). — Influence des ions calcium et potassium sur le seuil de l'excitation du nerf, par variation de courant. *C. R. Soc. Biol.*, 1935 c, **120**, p. 626.
- CHWEITZER (A.). — L'accommodation normale et les influences électrotoniques sur le nerf de grenouille. (Remarque au sujet de la théorie de A. V. HILL). *C. R. Soc. Biol.*, 1936, **121**, p. 133.
- COLLE (J.). — Influence de l'intensité préexistante sur l'effet excitant d'une variation de courant. *C. R. Soc. Biol.*, 1934, **117**, p. 96.
- COPPÉE (G.). — La pararésonance dans l'excitation par les courants alternatifs sinusoïdaux. *Arch. Intern. Physiol.*, 1934, **40**, p. 1.

- CREMER (M.). — Zur Theorie der Oeffnungserregung. *Zeitsch. für Biol.*, 1908, **50**, p. 355-374.
- DÉRIAUD (R.). — Recherches sur l'excitation électrique par interruption de courant. Thèse de Sciences, A. Chahine, éd. Paris, 1929.
- DÉRIAUD et LAUGIER. — Action comparée du chlorhydrate de cocaïne et de la syncaïne sur l'excitabilité. *C. R. Soc. Biol.*, 1921, **85**, p. 324.
- DÉRIAUD (R.) et LAUGIER (H.). — Recherches quantitatives sur l'excitation électrique par les interruptions de courant. *C. R. Soc. Biol.* 1924, **91**, p. 1025 ; *C. R. Soc. Biol.*, 1927, **96**, p. 517 ; *C. R. Soc. Biol.*, 1927, **96**, p. 519.
- DUBOST v. STROHL.
- EBBECKE (U.). — Ueber das Gesetz der elektrischen Reizung und über die physikalische Bedeutung des Hoorwegischen Gesetzes und der Zeitkonstante. *Pfl. Arch.*, 1927, **216**, p. 448.
- EBBECKE (U.). — Zur Lehre vom Electrotonus. *Ergebnisse der Physiologie*, 1933, **35**, p. 756-826.
- EICHLER (W.). — Die elektrotonische Erregbarkeitsänderung in Abhängigkeit von der Art des Prüfreizes und von der Temperatur. *Zeitschrift für Biologie*, 1933, **93**, p. 527-540.
- ERB (W.). — Traité d'Electrothérapie, trad. A. Rueff, édité. Delahaye et Lecrosnier, Paris, 1884.
- FABRE (Ph.). — Sensibilité, temps propre, chronaxie des éléments excitables. *J. de Physiol. et Path. Gen.*, 1933, pp. 314, 766, 781.
- FABRE (Ph.). — L'évolution dans le temps de l'excitation latente d'ouverture. Intervention de deux processus distincts. *C. R. Soc. Biol.*, 1936, **123**, p. 5.
- FULTON. — Muscular Contraction and the reflex control of movement, ed. Bailliere, Tindall and Cox, Londres, 1926.
- GILDEMEISTER (M.) und WEISS (O.). — Über indirekte Muskelreizung durch Stromtösse und Strompausen. *Pfl. Arch.*, 1909, **130**, pp. 329-345.
- GOTCH (F.). — Nerve. In *Shafer's Text-Book of Physiology*, 1898, pp. 451-560.
- GRUENHAGEN (A.). — Ueber das zeitliche Verhalten von An- und Katelektrotonus während und nach der Einwirkung des polarisirenden Stromes. *Pfl. Arch.*, 1871, **4**, p. 547.
- GRÜTZNER (P.). — Beiträge zur allgemeinen Nervenphysiologie. *Pfl. Arch.*, 1882, **28**, p. 130.
- GRÜTZNER (P.). — Beiträge zur allgemeinen Nervenphysiologie. Ueber das Wesen der elektrischen Oeffnungserregung. *Pfl. Arch.*, 1883, **32**, p. 357.
- HERMANN (L.). — Untersuchungen zur Lehre von der elektrischen Muskel- und Nerven-reizung. *Pfl. Arch.*, 1883, **31**, p. 99.

- HILL (A. V.). — A new mathematical treatment of changes of ionic concentration in muscle and nerve under the action of electric currents with a theory as to their mode of excitation. *J. of Phys.*, 1910, **40**, p. 190-224.
- HILL (A. V.). — The twotime- factors in the electric excitation of nerve. *Advances in Modern Biology* (Moscou), 1935, **4**, p. 131-146.
- HILL (A. V.). — Excitation and accomodation in nerve. *Proc. of Roy. Soc., Séries B.* 1936, **119**, pp. 305-355.
- HÖBER (R.). — Lehrbouch der Physiologie des Menschen. 1931.
- JUNIEFF (G. S.). — Sur l'inversion de la loi polaire d'excitation du nerf (en russe). *Matériaux pour le V^e congrès panunioniste des physiologistes, biochimistes et pharmacologues, Moscou*, 1934, p. 44.
- JUNIEFF (G. S.) et SELIANINOVA (A. M.). — Les inversions de la loi polaire de l'excitation du nerf sous l'action du courant électrique supramaximal, et avec le narcose. *Bulletin de Biologie Expérimentale et de Médecine* (en russe), 1936, **1**, p. 147-149.
- LAPICQUE (L.). — Sur l'excitation des nerfs par les ondes électriques très brèves. *C. R. Soc. Biol.*, 1905, **57**, p. 314-316.
- LAPICQUE (L.). — Recherches quantitatives sur l'excitation électrique des nerfs traitée comme une polarisation. *J. de Physiol. gén.* 1907 a 9, p. 620-635.
- LAPICQUE (L.). — Polarisation de membrane dans les électrolytes du milieu physiologique reproduisant la loi de l'excitation électrique des nerfs. *C. R. Soc. de Biol.*, 1907 b, **63**, p. 37.
- LAPICQUE (L.). — Conditions physiques de l'excitation électrique étudiées sur un modèle hydraulique de la polarisation. *J. de Physiol. et de Path. gén.*, 1909, **11**, p. 1009 et 1035.
- LAPICQUE (L.). — Présentation d'un chronaximètre clinique. *C. R. Soc. de Biol.* 1915, **78**, p. 695.
- LAPICQUE (L.). — L'excitabilité en fonction du temps. Presses Universitaires, Paris, 1926.
- LAPICQUE (L.). — Physiologie générale du système nerveux. *Nouveau traité de Psychologie de G. Dumas*, 1930, **1**, p. 147-219.
- LAPICQUE (L.) et LEGENDRE (R.). — Altération des fibres nerveuses myéliniques sous l'action des anesthésiques et de divers poisons nerveux. *Journ. de Physiol. et Path. Gén.*, 1922, **20**, p. 163-172.
- LAPITZKY voir PETROFF.
- LASALLE (H. et E.). — Sur une nouvelle expression théorique des intensités des stimuli liminaires en fonction de leur durée. *Ann. Physiol. Phys.-Chimie biol.*, 1928, **4**, p. 323.
- LAUGIER (H.). — Electrotonus et excitation. Recherches sur l'excitation d'ouverture. Thèse de sciences, éd. Marmy, Paris, 1921.

- LAUGIER (H.) voir CARDOT (H.) voir DÉRIAUD (R.).
- LAZAREFF (P.). — Théorie ionique de l'excitation des tissus vivants, éd. Blanchard, Paris, 1928.
- LEGENDRE (R.) voir LAPICQUE (L.).
- LILLIE (R. S.). — Protoplasmic action and nervous action. Chicago University Press, 1923.
- MATEUCCI (C.). — Sur le pouvoir électromoteur secondaire des nerfs et son application à l'électrophysiologie.
Premier extrait. *C. R. Ac. Sci.*, 1867, **65**, p. 151.
Deuxième extrait, *ibid.*, p. 194.
- MONNIER (A. M.). — Essai d'interprétation physique de l'excitation électrique des tissus. Thèse de sciences. Hermann et Cie éd., Paris, 1934.
- NASSE (O.). — Ueber die Erregung der Nerven durch positive und negative Stromeschwankungen. *Pfl. Arch.*, 1870, **3**, p. 476.
- NERNST (W.). — Zur Theorie der elektrischen Reizung. (*Nachrichten. K. Ges. d. Wiss. z. Gottingen, Math. Phys. Kl.* p. 104) 1899, (cité d'après L. LAPICQUE 1926).
- NERNST (W.). — Zur Theorie der elektrischen Reizes. *Pfl. Arch.*, 1908, **122**, p. 275. Cité d'après L. LAPICQUE (1926).
- NIVET (M.). — Etude quantitative des paramètres de l'excitabilité nerveuse sous l'influence de l'électrotonus. *C. R. Soc Biol.*, 1934, **116**, p. 1013.
- OZORIO DE ALMEIDA (M.). — Sur la théorie de l'excitation électrique des nerfs et des muscles. *Ann. physiol. phys. chimie biol.*, 1927, **3**, p. 129.
- PETROFF et LAPITZKY. — Sur la question de la double nature de l'inhibition (en russe). *Le nouveau en réflexologie et physiologie du système nerveux Recueil II*, Leningrad, 1926.
- PIÉRON (H.). — Au sujet de la communication de M. A. STROHL. *C. R. Soc. Biol.*, 1935, **118**, p. 419.
- PFLÜGER (E.). — Untersuchungen über die Physiologie des Elektotonus, Berlin, 1859.
- RÉGNIER (J. L.). — Méthode de mesure de l'activité des anesthésiques locaux, Saint-Didier, 1929.
- ROSENTHAL. — *Monatsber. der Berliner Académie*, 1857, p. 639. *Zeitschr. fur rat. Med.* (3) IV, p. 117 (cité d'après BIEDERMANN).
- RUSHTON (W. A. H.). — A theory of excitation. *J. of Phys.*, 1935, **84**, 42 P.
- SCHRIEVER (H.). — Ueber Einschleichen von Strom. Quantitative Verschiedenheiten. *Zeitschr. Biol.*, 1933, **93**, p. 123 (cité d'après R. BONNARDEL).
- SOLANDT (D. Y.). — A comparison of various methods of measuring the time-constant of accommodation of nerve. *Proc. of Roy. Soc., Series B.* 1936, **120**, p. 389.

- STROHL (A.). — Etude comparée de l'excitation électrique par des courants d'intensité constante ou à brusque variation. *C. R. Soc. Biol.*, 1922, **86**, p. 173.
- STROHL (A.). — Modification de l'excitabilité aux courants chevau-chants, suivant le traitement de la préparation neuromusculaire. *C. R. Soc. Biol.*, 1935, **118**, p. 417.
- STROHL (A.) et DUBOST (S.). — Sur le courant de dépolarisation du nerf. *C. R. Soc. Biol.*, 1935, **120**, p. 827.
- THÖRNER (W.). — Elektrophysiologische Untersuchungen am alterierten Nerven.
I. *Pflüg. Arch.*, 1922, **197**, p. 159.
II. *ibid.*, p. 187.
III. *ibid.*, 1923, **198**, p. 373.
IV. *ibid.*, 1924, **206**, p. 411.
- TIGERSTEDT. — Zur Theorie der Oeffnungszuckung. *Bihang till k. Svenska vet. Akad. Handlingar*, 1882, **7**, N° 7, (cité d'après H. LAUGIER, BROEMSER, GRÜTZNER, etc.).
- WALLER (A.). — Eléments de Physiologie humaine. Chapitre X, 1898, pp. 415-455. Trad. A. Herzen, éd. Masson, Paris.
- WASSILIEV (L.). — Sur les états fonctionnels fondamentaux du tissu nerveux (en russe). « *Le nouveau en réflexologie et Physiologie du système nerveux* ». *Recueil I.* 1925, GIZ., Moscou-Leningrad.
- WASSILIEV (L.). — Les théories ioniques des processus nerveux (en russe). « *Parabiose* ». *Recueil*, 1927, Moscou.
- WEISS (O.) voir GILDEMEISTER.
-

TABLE DES MATIÈRES.

	Pages
Avant-propos	3
CHAPITRE I. — <i>Introduction.</i> — Les lois polaires d'excitation de Pflüger conduisent à une représentation d'après laquelle entre la stimulation par établissement (fermeture) et par annulation (ouverture) de courant, existe toute une série d'intermédiaires (« courant chevauchant »). Conditions pour l'étude systématique de toutes les stimulations par variations brusques d'intensité. « Courbe des seuils »	5
CHAPITRE II. — Technique	24
CHAPITRE III. — Etude de la forme de la « courbe des seuils » $\Delta I = f(I_0)$	28
CHAPITRE IV. — Intensité de stimulation pour les divers modes d'excitation. Phénomène paradoxal de la lacune dans l'excitation d'ouverture, et les conditions quantitatives de son apparition	59
CHAPITRE V. — Décalage des seuils d'excitation. Trois catégories de seuils d'ouverture (CARDOT et LAUGIER, BONNARDEL).	82
CHAPITRE VI. — L'« accommodation normale » de A. V. HILL et les influences électrotoniques sur le nerf de Grenouille. Point de vue « quantitatif » sur l'électrotonus. Le nerf peut avoir son propre « système de référence » différent du système « instrumental »	88
CHAPITRE VII. — Les données expérimentales et les hypothèses possibles sur les lois polaires d'excitation électrique	99
RÉSUMÉ	103
BIBLIOGRAPHIE	107

DEUXIÈME THÈSE.

Proposition donnée par la Faculté :

**Les manifestations électriques
de l'activité cérébrale.**

Vu et approuvé :

Paris, le 4 Janvier 1937.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Ch. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.

IMPRIMERIE M. DECLUME

LONS-LE-SAUNIER

